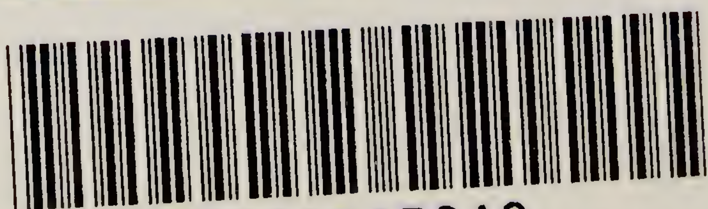





d
96

LEHRBUCH

DER

VERGLEICHENDEN ANATOMIE

DER

WIRBELTHIERE

AUF GRUNDLAGE DER ENTWICKLUNGSGESCHICHTE

BEARBEITET

VON

PROF. DR. ROBERT WIEDERSHEIM,

DIRECTOR DES ANATOMISCHEN UND VERGL. ANATOMISCHEN INSTITUTES
DER UNIVERSITÄT FREIBURG I./B.

ZWEITE AUFLAGE.

MIT 614 HOLZSCHNITTEN.



JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1886.

Vorwort

zum ersten Theil der ersten Auflage.

Die morphologische Litteratur, einen so gewaltigen Aufschwung wir sie auch in den letzten Jahren nach den verschiedensten Seiten hin nehmen sahen, hat doch eine sehr fühlbare Lücke bis jetzt nicht auszufüllen vermocht.

Stets wurde der Mangel eines praktischen, den heutigen Stand unserer Kenntnisse in anschaulicher Weise zusammenfassenden Lehrbuches der vergleichenden Anatomie aufs tiefste empfunden.

Diesem Bedürfnisse wenigstens für das Gebiet der Wirbelthiere entgegenzukommen und selbst an die Abfassung eines solchen Buches heranzutreten, war ein Gedanke, der mich schon geraume Zeit beschäftigte, und ich würde ihn wohl auch längst zur Ausführung gebracht haben, wenn ich mich dieser Aufgabe gewachsen gefühlt hätte. Mir schwebte als das zu erreichende Ziel eine Arbeit vor, die dem Leser nicht einfach nur ein Referat über den dermaligen Stand unserer Kenntnisse, sondern die demselben, so weit nur immer möglich, auch eine kritische, auf eigenen Studien und Erfahrungen basirende Behandlung des Stoffes liefern sollte.

Der Erreichung dieses Zieles musste eine möglichst gleichmässige präparatorische Durcharbeitung des, oft nur schwer aufzutreibenden Thiermaterials, sowie die Bewältigung einer sehr ausgedehnten Litteratur vorhergehen.

Die Herbeiziehung der Entwicklungsgeschichte und Palaeontologie erschien mir in Anbetracht ihres innigen Zusammenhanges mit der Anatomie ebenfalls als unabweisbares Postulat, und nicht minder musste auch die Histologie da und dort, wie z. B. in dem Capitel über die Haut und die Sinnesorgane, nothwendigerweise mit in den Kreis der Betrachtungen gezogen werden.

Es liegt auf der Hand, dass, bis ich allen diesen Anforderungen gerecht zu werden im Stande war, eine längere Reihe von Jahren vergehen und die Ausführung meines Planes immer weiter und weiter hinausgeschoben werden musste.

Vielleicht aber liegt gerade in dieser langsamen Reifung der Arbeit ein Vorzug derselben und zwar aus einem doppelten Grunde. Einmal konnte natürlicherweise eine viel gründlichere Sichtung des Stoffes, sowie eine auf längere Ueberlegung sich gründende Ausscheidung unnützen Ballastes einerseits, sowie dann wieder Ergänzungen andrerseits vorgenommen werden. Der zweite, sicherlich nicht geringer anzuschlagende Vortheil lag in dem Umstand, dass ich mit jedem neuen Jahr auch neue Erfahrungen als Lehrer sammeln und so die Bedürfnisse der Studirenden aus eigener täglicher Anschauung kennen zu lernen Gelegenheit hatte.

Ob das vorliegende Lehrbuch gerade für studentische Kreise sich in dem richtigen Rahmen bewegt, mögen Andere entscheiden; vielleicht überschreitet es mitunter, wie z. B. da, wo Discussionen eingeflochten sind, denselben, vielleicht bilden aber auch gerade letztere für solche, die tiefer einzudringen die Absicht und das Bedürfniss haben, eine weitere Anregung.

Als einen besonderen Vorzug möchte ich die zahlreichen, durch die xylographische Anstalt des Herrn Ferd. Tegetmeyer vortrefflich ausgeführten Abbildungen betrachten, bei deren Herstellung der Herr Verleger, was dankbar anzuerkennen ist, keine Mühe und Kosten scheute. Durch sie ist eine um so leichtere Orientirung ermöglicht, als sich dieselben, so weit es irgend anging, auf Thiere der heimischen Fauna beziehen, so dass also Jedem eine Nachuntersuchung wesentlich erleichtert ist.

Der Index sowie eine möglichst vollständige Uebersicht über die einschlägige Fachlitteratur wird, nach Organsystemen geordnet, als Anhang des zweiten Theiles figuriren, der, sobald es die Umstände erlauben, dem ersten folgen soll. Für jetzt beschränke ich mich darauf, die Namen der Autoren da und dort einfach in den Text einzuschieben.

Es wäre mir eine grosse Genugthuung, meinen Wunsch, dieses Buch nicht sowohl für Zoologen, als vielmehr in erster Linie für Mediciner geschrieben zu haben, in Erfüllung gehen zu sehen.

Wer beide Disciplinen, die vergleichende, wie die menschliche Anatomie als Lehrer zu vertreten hat, weiss am besten, in welch unzer-

trennlichem Zusammenhang beide zu einander stehen und wie die menschliche Anatomie, wenn sie nicht auf dem Boden der vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte steht, zu einem trostlosen, mechanischen und handwerksmässigen Beruf herabsinkt.

Dieser enge Verband zwischen allen drei Disciplinen kann dem Studirenden nie frühe genug zum Bewusstsein gebracht werden, und ist dies einmal erreicht, dann dürfen wir auch hoffen, jenem materiellen Zug, wie er zum Theil der heutigen medicinischen Bildung, welche die Sanitas facienda am liebsten schon im ersten Semester auf ihr Panier schreiben möchte, anklebt, einen Damm entgegensetzen und den morphologischen Wissenschaften den ihnen gebührenden Ehrenplatz wieder erobern zu können. Sollte es diesem Buche gelingen, in Etwas zur Erreichung jenes Zieles beizutragen, so hat es seinen Zweck erfüllt.

Freiburg i/B. im Mai 1882.

Der Verfasser.

Vorwort
zum zweiten Theil der ersten Auflage.

Die freundliche Aufnahme, deren sich der erste Theil dieses Lehrbuches in den weitesten Kreisen zu erfreuen hatte, lässt mich annehmen, dass die darin vertretenen Gesichtspunkte für die Verarbeitung und Darstellung des umfangreichen Stoffes als die richtigen erkannt worden sind. Ich habe sie daher auch für den vorliegenden zweiten Theil festzuhalten und namentlich nach der entwicklungsgeschichtlichen und histologischen Seite hin noch zu erweitern gesucht.

In erster Linie gilt dies für den Urogenitalapparat und den Tractus intestinalis, welche Capitel nur durch diese Art der Behandlung zu einem befriedigenden Verständniss gebracht werden konnten. Wenn sie in Folge davon einen grösseren Umfang erhalten haben, als dies bei andern Capiteln der Fall ist, so wird mir daraus wohl kaum ein Vorwurf erwachsen können.

Als eine nicht unwillkommene Beigabe zur praktischen Erläuterung der oft sehr complicirten Kreislaufsverhältnisse dürften die in Farbendruck ausgeführten Holzschnitte betrachtet werden. Der Herr Verleger hat durch die Gestattung derselben, sowie durch die ganze übrige Ausstattung des Werkes seine nie ermüdende Opferfreudigkeit aufs neue bewiesen und ich verfehle nicht, ihm hierfür meinen aufrichtigen Dank öffentlich auszusprechen.

Mit diesem zweiten Theile hat das ganze Buch, eine Frucht sechsjähriger Arbeit, seinen Abschluss erreicht.

Ob es sein, in der Vorrede zum ersten Theil ausgesprochenes Ziel erreichen wird, muss die Zukunft lehren. Was an mir liegt, so habe ich mit Einsetzung aller meiner Kräfte treu und redlich gearbeitet und meines Wissens nie versäumt, durch Einflechten fremder Autorennamen, jeglichem Verdienst die schuldige Anerkennung zu zollen. Ueberdies

habe ich am Schlusse ein ausführliches Litteratur- und Inhaltsverzeichniss beigefügt.

Die Paginirung des zweiten Theiles schliesst sich an diejenige des ersten unmittelbar an, ist also eine fortlaufende. Es rechtfertigt sich dies durch practische Gründe, insofern beide Theile nicht allzugross sind, um zu einem einzigen Band vereinigt werden zu können.

Indem ich nun hiemit den zweiten Theil der Oeffentlichkeit übergebe, hoffe ich, dass demselben von Seiten der Fachgenossen dieselbe nachsichtige Beurtheilung zu Theil werden möge, wie dies beim ersten der Fall war, denn ich verhehle mir nicht, dass die Ausführung da und dort hinter dem angestrebten Ziele vielleicht zurückgeblieben ist. Ich würde es deshalb dankbar anerkennen, wenn ich, wie es bei dem ersten Theile in freundlichster Weise geschehen ist, von Seiten der Fachgenossen auf diejenigen Punkte aufmerksam gemacht werden würde, welche einer Aenderung beziehungsweise einer Verbesserung oder Ergänzung bedürfen. Nur so, durch das Zusammenwirken Vieler kann ich hoffen, das zu erreichen, was mir vorschwebte: die Schaffung eines „practischen, den heutigen Stand unserer Kenntnisse in anschaulicher Weise zusammenfassenden Lehrbuches der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere.“

Schliesslich möchte ich noch meinem Assistenten, Herrn E. Sardemann, sowie Herrn Cand. med. E. Guttenberg meinen herzlichen Dank aussprechen für ihre freundliche Hilfeleistung beim Copiren des Textes, sowie bei der Ausarbeitung des Litteratur- und Inhaltsverzeichnisses.

Villa Helios bei Lindau im August 1883.

Der Verfasser.

Vorwort
zur zweiten Auflage.

Die im Vorwort zur ersten Auflage dieses Buches ausgesprochene Hoffnung, durch dasselbe eine Lücke in der morphologischen Litteratur auszufüllen, ist, wie ich annehmen zu dürfen glaube, bis zu einem gewissen Grade wenigstens in Erfüllung gegangen.

In verhältnissmässig kurzer Zeit schon war es mir vergönnt, an eine Ueberarbeitung desselben herantreten und verbessernd eingreifen zu können. Dass dieses in grossem Umfange geschehen musste, wird Jeder begreiflich finden, der mit der eigenartigen, so viele verwandte Wissensgebiete umfassenden Anlage des Buches vertraut ist. Dabei war aber nicht nur vieles Frühere richtig zu stellen, sondern auch auf Grund der massenhaft sich anhäufenden Litteratur durch Zusätze zu ergänzen und zu erweitern.

Ob es mir nun gelungen ist, ein annähernd vollständiges Bild von dem heutigen Stande unseres Wissens zu entwerfen, muss ich dem Urtheil Anderer überlassen. Sollten sich aber da und dort noch Lücken zeigen, so glaube ich um so eher auf Nachsicht rechnen zu dürfen, als ja gerade die Lehre vom Baue und der Entwicklung des Thierkörpers seit einer Reihe von Jahren sozusagen in stetem Fluss begriffen ist. Jeder Tag vermag frühere Annahmen zu zerstören und Neues und Ueberraschendes an deren Stelle zu setzen.

Von diesem Gesichtspunkt aus kam mir oft die Unzulänglichkeit meines Beginnens zu lebhaftem Bewusstsein und nur zögernd mochte ich jeden neuen Correcturbogen für abgeschlossen erklären. Andererseits habe ich aber auch in der gänzlichen Umarbeitung des umfassenden Stoffes eine Quelle der Freude und Befriedigung gefunden und zwar um so mehr, als ich von vielen Seiten her, wie vor Allem von

meinem Freunde W. N. Parker, mit Rath und That aufs freundlichste unterstützt worden bin.

Dafür möchte ich hier an dieser Stelle meinen herzlichen Dank aussprechen und denselben auch ganz besonders meinem Verleger, Herrn Gustav Fischer, darbringen. Letzterer ist mir nicht nur in jeder Beziehung in zuvorkommendster Weise begegnet, sondern ihm habe ich es auch wesentlich zu danken, dass das nun in einem einzigen Bande zusammengefasste Werk in seinem äusseren Gewande entschieden gewonnen hat. Dazu kommt, dass die Uebersichtlichkeit des Stoffes dadurch wesentlich erleichtert ist, dass ich alles Nebensächliche und in das Gebiet der Discussion Gehörige durch Kleindruck vom laufenden Texte ausgeschieden habe.

Die hauptsächlichsten Verbesserungen und Ergänzungen erstrecken sich auf die Epidermisgebilde, auf palaeontologische Funde, den Säugethierschädel, das Gliedmassenskelet, wie namentlich auf das Becken, das Hand- und Fussskelett; ferner auf das Gehirn und seine Nerven, die Nebennieren, die Hautsinnesorgane, die Schild- und die innere Brustdrüse, sowie auf die entwicklungsgeschichtliche Einleitung zum Urogenitalapparat.

Eine sehr starke Erweiterung endlich hat der Respirationsapparat der Vögel erfahren und ich verdanke dieselbe meinem Collegen Strasser, der ja auf diesem schwierigen Gebiete als erste Autorität zu betrachten ist.

Dass auch das im Anhang beigegebene Litteratur-Verzeichniss bedeutend an Ausdehnung gewinnen musste, ist selbstverständlich, und ich glaubte, hierauf aus naheliegenden Gründen ganz besondere Mühe und Sorgfalt verwenden zu sollen.

Was die Abbildungen betrifft, so wurden manche der früheren entfernt und zahlreiche neue an deren Stelle gesetzt. Dieselben gingen auch diesmal wieder aus der trefflich bewährten xylographischen Anstalt des Herrn Tegetmeyer in Leipzig hervor.

Endlich wäre noch zu erwähnen, dass ich das schon im zweiten Bande der ersten Auflage geübte Verfahren, am Schlusse jedes Capitels einen Rückblick auf das abgehandelte Organsystem zu werfen, in der vorliegenden Auflage überall durchgeführt habe. Einzig und allein bei den Sinnesorganen bin ich davon abgewichen, da ich es hier zur Anbahnung eines Verständnisses der oft sehr verwickelten Verhältnisse

für practischer hielt, bei der Einleitung in die einzelnen Capitel eine in allgemeinem Rahmen gehaltene Skizze vorauszuschicken.

Alles zusammenfassend kann ich wohl sagen, dass das Buch durch seine gründliche Umgestaltung und inhaltliche Erweiterung in mancher Hinsicht als eine ganz neue Arbeit bezeichnet werden darf. Im Uebrigen sind die leitenden Gesichtspunkte dieselben geblieben und ich möchte nur noch dem Wunsch Ausdruck geben, dass das Buch auch in dieser seiner neuen Form bei den Fachgenossen eine freundliche Aufnahme finden und dass es mir nicht an Kraft fehlen möge, an dessen weiterer Vollendung fortarbeiten zu können.

Freiburg i/B. im August 1886.

Der Verfasser.

Inhaltsverzeichniss.

EINLEITUNG.

Ueber das Wesen und die Bedeutung der vergleichenden Anatomie.

Ehe wir uns zu den Formerscheinungen und einer Vergleichung der thierischen Organismen in ihrer fertigen Gestalt wenden, liegt es durchaus in der Natur der Sache, uns zunächst die Frage nach der Entstehung, nach den Entwicklungsgesetzen derselben zu beantworten. Nur dadurch, dass wir das Gewordene im Werden erfassen, dürfen wir hoffen, einen Einblick in den oft sehr complicirten Bauplan, wie er vor allem die höchsten Lebewesen, die Wirbelthiere, charakterisirt, zu gewinnen.

Dieser Zweck wird auf doppeltem Wege erreicht, 1) durch die Entwicklungsgeschichte des Individuums, die sog. **Ontogenie**, 2) durch die Kenntniss der untergegangenen Organismen in ihrer geologischen Aufeinanderfolge, durch die **Palaeontologie**. Letztere, deren Hauptziel in der Verfolgung der Stammesgeschichte der Thiere besteht, wird durch die Ontogenie insofern auf's Beste ergänzt, als letztere eine in der individuellen Entwicklung sich vollziehende Wiederholung der Stammesgeschichte darstellt.

Daraus ergibt sich für uns nicht nur das Gesetz der **Vererbung** und, aus letzterem entspringend, das der **Verwandtschaft**, sondern wir gewinnen auch ein Verständniss für zahlreiche Organe, die uns in ihrer rückgebildeten, rudimentären Form im fertigen, ausgebildeten Thierkörper einfach unerklärlich sein und bleiben würden.

Indem sich also alle auf den vier verwandten Arbeitsgebieten, der Anatomie, Histologie, Ontogenie und Palaeontologie, gewonnenen Resultate gegenseitig ergänzen und zu einem einheitlichen Ganzen durchdringen, resultirt daraus die Möglichkeit einer auf mor-

phologischem Wege gewonnenen Erklärung der Formerscheinungen des thierischen Körpers. Die darin liegende helle Leuchte für unsere Kenntniss des Thierkörpers, d. h. für die Zoologie im weitesten Sinn, gewinnt aber noch wesentlich an Bedeutung durch Berücksichtigung der physiologischen Beziehungen der Organe. Dadurch nämlich, dass jeder Organismus auf die Einflüsse der ihn umgebenden, zu ihm in allernächstem Connex stehenden Aussenwelt reagirt, resultirt daraus seine Fähigkeit, sich zu verändern. Er accommodirt sich im Kampf ums Dasein an die von aussen auf ihn einwirkenden, auf einen Umsturz des Bestehenden abzielenden Bedingungen in ganz bestimmter Weise und die hieraus entstehenden Anpassungen stehen in Wechselwirkung mit der in conservativem Sinn entgegenarbeitenden Vererbungsfähigkeit. Beide zusammen bilden das **formative Princip** des Thierkörpers, den wir uns somit nicht als starr und unveränderlich, sondern in stetem Fluss begriffen vorzustellen haben.



ALLGEMEINER THEIL.

Entwicklung und Bauplan des Thierkörpers.

Betrachten wir nun, nachdem wir uns über das Wesen und die Bedeutung der vergleichenden Anatomie orientirt haben, den thierischen Organismus in seinem einfachsten Zustande, dem Ei, und verfolgen dessen Entwicklung von Stufe zu Stufe. Dabei wollen wir im Wesentlichen nur die für die Ontogenie der Wirbelthiere geltenden Grundgesetze im Auge behalten und es wird nöthig sein, für das zu entrollende Bild uns in einem möglichst allgemeinen Rahmen zu bewegen.

Das unbefruchtete thierische **Ei** stellt ein rundliches Bläschen dar, in dessen Innerem man drei verschiedene Theile unterscheidet, den Dotter (vitellus), das Keimbläschen (vesicula germinativa) und einen oder mehrere Keimflecken (macula germinativa). Die Aussenhülle des Eies wird von einer sog. Dotterhaut (membrana vitellina) gebildet (Fig. 1.)

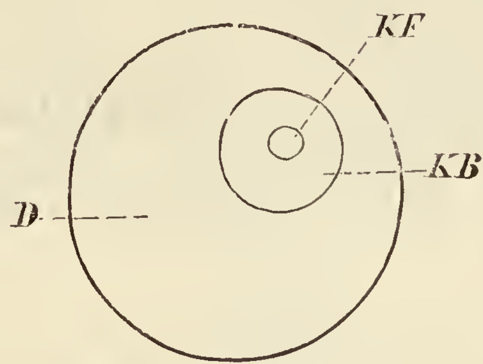


Fig. 1. Das unbefruchtete thierische Ei. *D* Dotter, *KB* Keimbläschen, *KF* Keimfleck.

Bei gewissen Thieren wird der gesammte Dotter (**Bildungsdotter**) direct zum Aufbau des Körpers verwendet, bei andern fällt nur einem kleinen Theil diese Rolle zu und der übrige, grosse Rest wird einfach als Nahrungsmaterial für den werdenden Organismus verwendet (**Nahrungsdotter**). Bei der ersten Kategorie ergreift jener Prozess, den wir gleich unter dem Namen der **Eifurchung** kennen lernen werden, das ganze Ei (holoblastische Eier), bei der zweiten, die aus jener durch allmählige Vermehrung des Nahrungsdotters entstanden gedacht werden kann, nur einen kleinen Theil desselben (meroblastische Eier). Fig. 2.

Das thierische Ei in der eben geschilderten ursprünglichen Form repräsentirt den Typus einer **Zelle**, des ausschliesslichen Grundelementes des Körpers, und wir haben nur die Bezeichnungen zu wechseln, indem wir für Dotter den Namen Plasma oder **Protoplasma**, für Keimbläschen **Kern** (nucleus) und für Keimfleck **Kernkörperchen** (nucleolus) setzen. Eine äussere Begrenzungs-

membran, der membrana vitellina entsprechend, ist kein integrirender Bestandtheil der Zelle, sie kann sich aber aus einer Verdichtung der Randzone des Protoplasmas entwickeln, beruht also schon auf einem Differenzirungsvorgang.

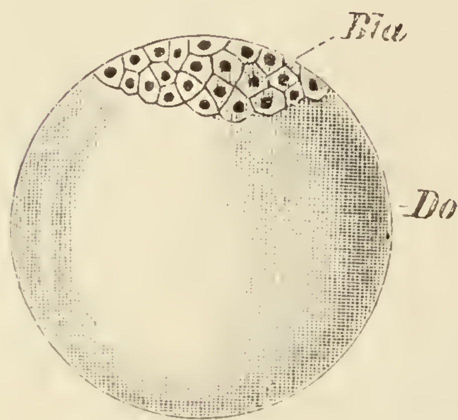


Fig 2. Meroblastisches Ei. *Bla* Blastoderm (Bildungsdotter), *Do* Dotter (Nahrungsdotter).

Die Uebereinstimmung zwischen Zelle und Ei erstreckt sich auch auf die feineren, ausserordentlich verwickelten Strukturverhältnisse des Protoplasmas und des Kernes. Hier wie dort unterscheidet man zwei verschiedene Substanzen, nämlich eine Art Gerüstsubstanz, von maschiger, badeschwammartiger Beschaffenheit, das **Spongioplasma**, das auch wegen seiner Neigung, Farbstoffe aufzunehmen und zu binden, Chromatin genannt wird. Die andere Substanz erfüllt jene Maschen und Hohlräume und heisst **Hyaloplasma** oder Achromatin. Beide sind, je nach verschiedenen physiologischen Zuständen, einem fortwährenden Wechsel unterworfen und dies gilt in erster Linie für das Spongioplasma. Dieses zeigt namentlich zur Zeit der Fortpflanzung der Zelle, oder was dasselbe bedeutet, während des (gleich näher zu beleuchtenden) Furchungsprocesses die allermannigfachsten Formänderungen und in diesen scheint überhaupt der erste Anstoss zur Vermehrung des Zellkörpers zu suchen zu sein.

Dies unterliegt wohl keinem Zweifel, allein, von wo der erste Anstoss für die Bewegung, Knäuelung, Umlagerung und schliessliche Theilung und Zerreissung jenes Bälkchengerüstes ausgeht, ist noch gänzlich dunkel.

Der äussere Anstoss zur Entwicklung des Eies wird durch den Contact mit dem männlichen Zeugungsstoff, den **Samenzellen** (Spermatozoën) gegeben. Diese durchbohren die Dotterhaut an irgend einem Punkt oder passiren eine, an einer bestimmten Stelle derselben existirende, präformirte Oeffnung, die man als Mikropyle bezeichnet. Sobald nun auf diese oder jene Weise eine Samenzelle in das Innere des Eis gelangt ist, reagirt der Dotter auf diesen Reiz durch gewisse Bewegungen seiner Molekulartheilchen und ein Theil des bereits metamorphosirten Keimbläschens wird entweder jetzt erst aus dem Ei in Form der sog. **Richtungsbläschen** ausgestossen oder ist dies, wie z. B. bei Amphioxus, schon kurz vor der Befruchtung geschehen (Fig. 3, 4, *RK*). Auf diese Vorgänge aber hier näher einzugehen, liegt nicht

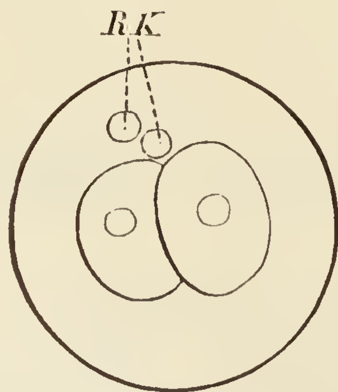


Fig. 3. Erstes Furchungsstadium. *RK* Richtungskörper.

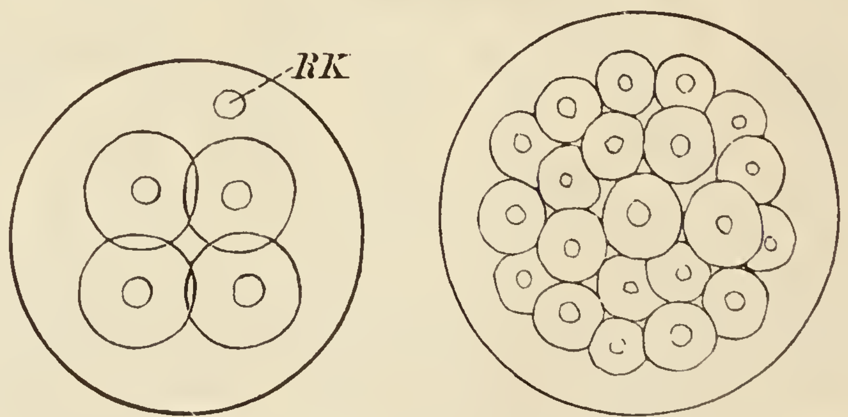


Fig. 4 u. 5. Weitere Furchungsstadien. *RK* Richtungskörper.

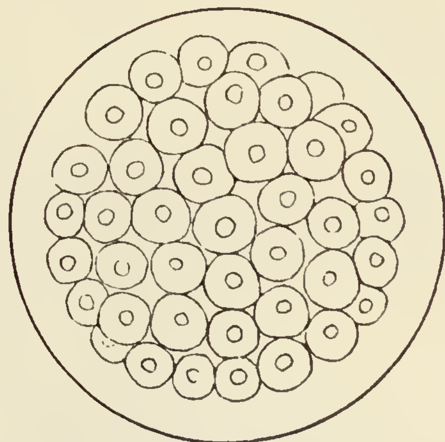
im Plan des Buches und ich muss deshalb auf die betreffenden Specialarbeiten verweisen. Schliesslich kommt es zu einer Vereinigung der Samenzelle (**Samenkern** aut.) mit dem Rest des Keimbläschens (**Eikern**

aut.) und die Verschmelzung beider ist eine so vollständige, dass nach Vollendung dieses Prozesses im Innern des Eis nur noch ein einziger Kern, der sog. (erste) **Furchungskern**, existirt. Folglich besteht die Befruchtung in einer materiellen Vereinigung des männlichen und weiblichen Zeugungsstoffes und daraus resultirt die Schaffung eines neuen Individuums. Letzteres muss also Eigenschaften besitzen, welche auch dem elterlichen Organismus zukommen und daraus erklärt sich die Gesetzmässigkeit der Vererbung, deren letzte Ursache auf der molecularen Structur der Kerne der beiden Keimzellen, d. h. des oben schon genannten **Samen-** und **Eikerns** beruht. Jene Structur ist der morphologische Ausdruck des Artcharacters.

Der weitere Vorgang geschieht folgendermassen: Der Furchungskern spaltet sich in zwei gleiche Theile, welche anfangs nahe zusammenliegen, bald aber auseinander rücken und so durch Bildung zweier neuer Centra die Theilung des Eies in zwei Hälften vorbereiten. Die definitive Theilung, oder was damit identisch ist, der Beginn des Furchungsprozesses geschieht durch eine Ringfurche, welche tiefer und tiefer einschneidet, bis die Trennung eine vollständige ist. (Fig. 3.)

Damit ist das erste Stadium des Furchungsprozesses vollendet, und indem das zweite sich auf ganz dieselbe Weise einleitet, wie das erste, ist das Resultat eine Theilung in vier, dann in Folge des immer weiter gehenden Prozesses in 8, 16, 32 etc. immer kleinere Kugeln, wovon jede einen Kern besitzt. (Fig. 4, 5.)

Kurz, aus dem ursprünglichen, einer einzigen Zelle entsprechenden Ei ist nun eine Vielheit von Zellen geworden, die das **Baumaterial des Thierkörpers** darstellt. Diese Entwicklungsphase des Eies hat man mit dem passenden Namen der **Morula** (Maulbeere) bezeichnet (Haeckel). (Fig. 6.)


Fig. 6. Morulastadium.

An sich übt die Schwerkraft keinen direkten Einfluss auf die Theilung der Zellen aus. Ebenso wenig beherrscht sie nach einem allgemeineren, noch unbekannten Gesetz die Organisation. Deshalb nimmt auch, wie Roux gezeigt hat, die Entwicklung der Froscheier ungehindert auch dann ihren Fortgang, wenn die localisirte Wirkung der Schwere durch die langsame Umdrehung der Eier aufgehoben wird.

Bei gleichmässiger Beschaffenheit der Zellsubstanz sucht der Kern eine centrale Lage einzunehmen, handelt es sich dagegen in der Zelle um eine ungleiche Vertheilung von Bildungs- und Nahrungsdotter, so rückt er mehr in die Zone des ersteren. Die Richtung und Stellung der Theilungsebenen des Eies hängt in erster Linie von der Organisation der Zellen selbst ab; sie wird direkt bestimmt durch die Axe des sich zur Theilung anschickenden Kernes. Die Lage der Kernaxe aber steht wieder in einem Abhängigkeitsverhältniss zur Form und Differenzirung des ihn umhüllenden protoplasmatischen Körpers (O. Hertwig).

Gleichwohl kann es sich um einen indirekten Einfluss der Schwerkraft auf die Orientirung der Furchungsebenen im Raume in solchen Fällen handeln, wo es in der Zelle zur Sonderung und schichtweisen An-

ordnung von Substanzen von verschiedener, specifischer Schwere kommt. Das Ei erhält dann eine bestimmte Axe mit animalem und vegetativem Pol, eine Axe, welche durch die Schwere lothrecht gerichtet werden muss. Dadurch muss aber auch die erste Furchungsebene nothwendigerweise senkrecht stehen. (O. Hertwig.)

Der eben geschilderte Vorgang der Eifurchung ist, worauf ich schon oben hingewiesen habe, ganz identisch mit dem der Zelltheilung, wie sie im erwachsenen Individuum im Sinn von Regenerationsvorgängen das ganze Leben hindurch eine ausgedehnte Rolle zu spielen berufen ist. Weitaus in der Mehrzahl der Fälle ist die Theilung des Zellkerns das Primäre, diejenige des Zellleibes, des Protoplasmas, das Secundäre, doch gibt es Ausnahmsfälle, bei denen der umgekehrte Vorgang zur Beobachtung kommt. (Vergl. z. B. A. Gruber bezüglich der Theilung gewisser einzelliger Organismen.)

Hinsichtlich der bei der Zelltheilung zur Beobachtung kommenden, höchst interessanten Detailvorgänge, wie sie sich namentlich im Kern abspielen, muss ich auf die Arbeiten W. Flemming's, O. Hertwig's, O. Bütschli's, A. Gruber's, Strasburger's, Auerbach's und Pfitzner's verweisen.

Die thierische Zelle in ihrer indifferenten Form stellt einen Mikrokosmus dar und entspricht in ihrem Wesen einem einzelligen, elementaren Organismus, sie besitzt die Fähigkeit sich fortzupflanzen, d. h. sich zu vermehren, zu empfinden, sich zu ernähren (sie wächst) und zu secerniren. Die Zelle lebt und stirbt.

Unter den Wirbelthieren findet sich eine totale Furchung am reinsten bei Amphioxus und den Säugern, wenn sie auch bei ersterem nach den Untersuchungen von Hatschek keine ganz aequale ist, da ein Grössenunterschied der Furchungskugeln an den beiden Eipolen existirt. Amphibien, Störe und Cyclostomen zeigen im Anfang ihrer Entwicklung zwar auch eine totale Furchung, später aber dient nur ein Theil der Furchungskugeln zum Aufbau des eigentlichen Thierkörpers, der Rest wird als Nahrungsmaterial (Nahrungsdotter) verwendet und von den die Urdarmhöhle auskleidenden Entodermzellen durch active Bewegungsvorgänge (Pseudopodien) aufgenommen. Selachier, Knochenfische, Reptilien und Vögel zeigen von Anfang an eine partielle Furchung.

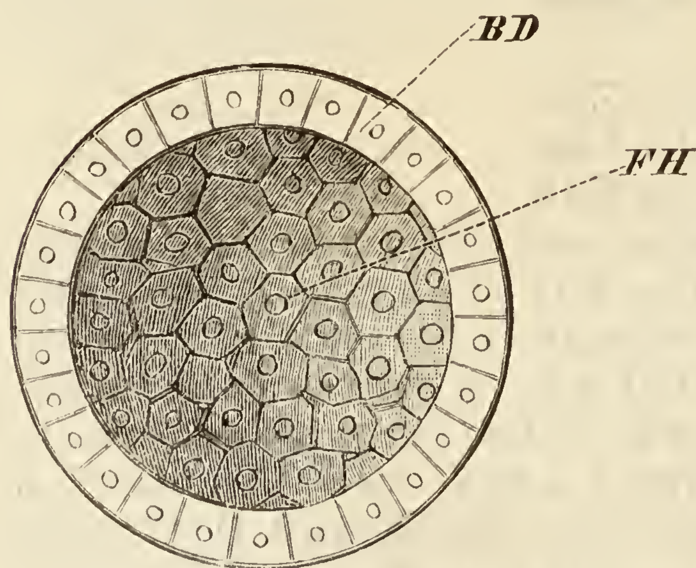


Fig. 7. Blastula. *BD* Blastoderm, *FH* Furchungshöhle.

Indem ich mich nun nach dieser Abschweifung zu demjenigen Stadium des Embryos zurückwende, das wir als Morula bezeichnet haben, will ich versuchen, die weiteren Entwicklungsphasen des Wirbelthierkörpers unter einem möglichst einheitlichen, für alle Haupttypen der Vertebraten giltigen Gesichtpunkt vorzuführen.

Während die oberflächlichen Furchungskugeln der Morula sich vergrössern und immer schärfere Begrenzungen erhalten, tritt im Innern des Eies eine Verflüssigung auf, welche sich auf Kosten der centralen Furchungskugeln stets vermehrt. Dies führt zur Umwandlung des früher ganz compacten, durch und durch

aus Furchungskugeln bestehenden Körpers in ein Hohlgebilde, d. h. in die sog. Keimblase (**Blastula**, Haeckel), deren Wand sich, wie oben schon bemerkt, aus der peripheren Schicht der Furchungskugeln aufbaut und die man mit dem Namen der **Keimhaut** (**Blastoderm**) bezeichnet. (Fig. 7, *BD.*)

Das Blastoderm zeigt somit das Bestreben, die centralen, zum grössten Theil als Nahrungsmaterial fungirenden Dotterkugeln einzuschliessen, zu umwachsen, ein Vorgang, der bei den Eiern aller Vertebraten, mögen sie einem totalen oder einem partiellen Furchungsprozess unterworfen sein, zu beobachten ist.

Anfangs nur aus einer einfachen Zellenlage bestehend, wird das Blastoderm später zwei- und endlich gar dreischichtig. Diese drei Schichten bezeichnet man ihrer Lage nach als das äussere, mittlere und innere Keimblatt oder als **Ektoderm** (Epiblast), **Mesoderm** (Mesoblast) und **Entoderm** (Hypoblast). Die Frage nach der Entstehung der Keimblätter ist, weil von principieller Bedeutung, eine der brennendsten in der Morphologie, und bis heute ist man hierüber noch zu keinem vollkommen befriedigenden Abschluss gelangt. Was sich mit Sicherheit darüber aussagen lässt, ist kurz Folgendes. Das anfangs nur aus einer einzigen Schicht d. h. nur aus Ektodermzellen bestehende Blastoderm wird in sich selbst eingestülpt, so dass durch diesen Invaginationsprozess aus der früher einschichtigen Blase ein Sack mit doppelter Wandung resultirt. Die äussere stellt nach wie vor das Ektoderm dar, welches nun als Schutz- und Empfindungsorgan fungirt. Dasselbe kann, falls sich nach aussen von den Zellen Wimperhaare entwickeln, auch als Locomotionsorgan betrachtet werden. Die innere Wandung stellt das einen centralen Hohlraum, die primäre Darmhöhle, umschliessende Entoderm dar und fungirt als verdauender, assimilirender **Urdarm**. Die Urdarmhöhle öffnet sich an der Umschlagstelle des Ektoderms in das Entoderm nach aussen (**Urmund, Blastoporus**). Ein solches Entwicklungsstadium, welches man unter Zugrundelegung der Stammform Gastraea mit dem Namen **Gastrula** (Haeckel) bezeichnet, findet sich bei Coelenteraten und Würmern, unter den Wirbelthieren aber in reiner Form nur bei Amphioxus (Fig. 8), doch obliterirt hier im weiteren Verlaufe der Entwicklung die Furchungshöhle. Es liegt auf der Hand, dass durch eine derartige Organisation, durch die Ausrüstung mit einem sensoriellen Aussen- und einem nutritorischen Binnenblatt, die Existenz eines auf niederer Entwicklungsstufe stehenden Lebewesens hinlänglich garantirt ist.

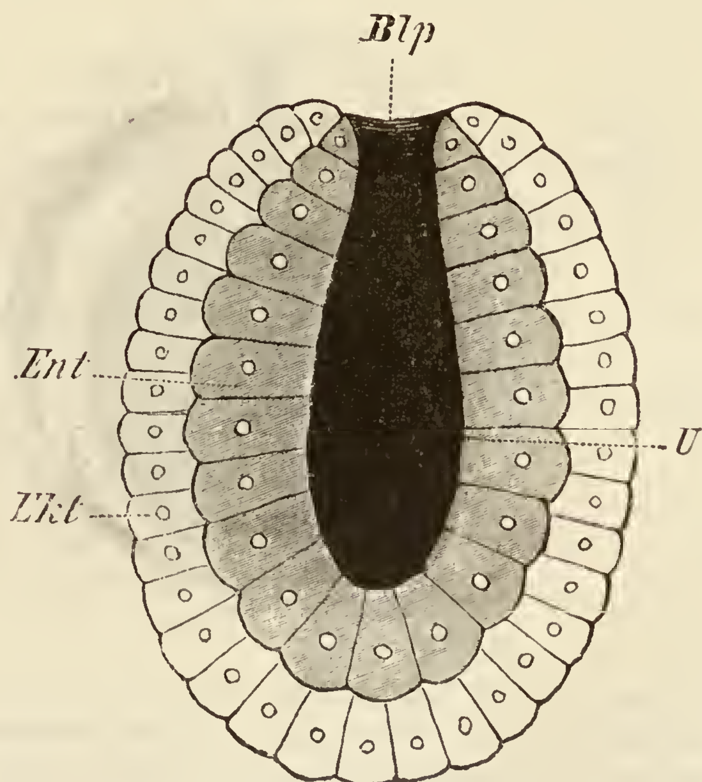


Fig 8. *Ekt* Ektoderm, *Ent* Entoderm, *Blp* Blastoporus, *U* Urdarmhöhle.

Auch bei andern Fischen (vor Allem bei Acipenser und Petromyzonten), sowie bei den Amphibien tritt eine, wenn auch durch

die Masse des Nahrungsdotters unsymmetrisch gewordene Gastrula (Pseudogastrula) auf, doch obliterirt auch hier später die Furchungshöhle. Bei amnioten Wirbelthieren und in erster Linie bei Säugern ist jener Modus der Keimblätterbildung verwischt, und wenn ich diesen Ausdruck gebrauche, so will ich damit die Möglichkeit immerhin offengehalten wissen, dass auch ihre Entwicklung einst in ähnlicher Weise verlaufen sein mag, da sich denken lässt, dass ihre Einstülpung durch Vermehrung des Nahrungsdotters geradezu mechanisch unmöglich geworden ist (Balfour). Zu beweisen ist dies allerdings vorderhand nicht, da die Entstehung des Entoderms hier auf ganz andere Weise vor sich geht. Es handelt sich nämlich dabei um keine Einstülpung des Ektoderms, sondern das Entoderm geht als Neubildung aus einem Theil der central liegenden Dotterzellen hervor, welche sich an der Innenseite des Ektoderms anlagern.

Die oben vorgetragene, von Ernst Haeckel begründete „Gastraea-Theorie" hat nun aber nur für die Bildung des Ektoderms und Entoderms d. h. für die beiden ursprünglich rein epithelialen **primären Keimblätter** eine Erklärung geschaffen, das Problem der Mesodermbildung dagegen noch ungelöst gelassen. Das mittlere Keimblatt tritt bei Amphioxus erst viel später auf und zeigt sich dadurch als phyletisch jünger. Die Frage nach der Art seiner Entstehung kann noch nicht bei allen Thieren mit voller Sicherheit beantwortet werden, doch scheint dieselbe nach den Untersuchungen Balfour's und der Brüder Hertwig für den Amphioxus, sowie für die Chaetognathen, Brachiopoden, Anneliden und Arthropoden ebenfalls auf einen Ein- resp. Ausstülpungsprocess und zwar des Urdarms, beziehungsweise des Entodermepithels zurückzuführen zu sein. Die in Folge dieses Vorgangs zwischen dem primären Urdarm und dem Ektoderm einwuchernden und später ventralwärts zusammenschliessenden epithelialen Zellenmassen stellen bei Amphioxus paarige, ab origine hohle, Divertikel des Urdarms vor, welche sich vom primären Entoderm abschnüren und die spätere **Leibeshöhle, Cavum pleuroperitoneale**, oder das **Coelom** (Hertwig, Haeckel) einschliessen. Dasselbe ist seiner Anlage nach ebenfalls paarig zu beiden Seiten des Urdarms angeordnet, so dass letzterer dadurch gewissermassen in drei Cavitäten zerfällt (Fig. 9). Das parietale Blatt der einwuchernden Entodermzellen, d. h. des dadurch gebildeten Mesoderms, legt sich an die Innenfläche des Ektoderms an und wird zum **Hautfaserblatt** (Somatopleura),

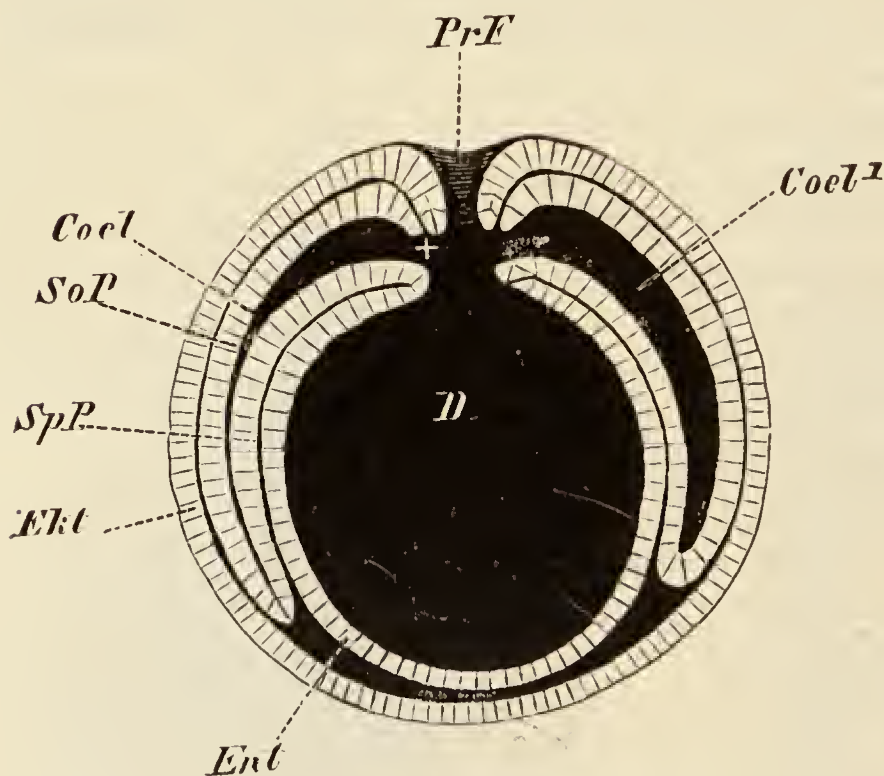


Fig. 9. *D* Darmhöhle, *PrF* Primitivfurche (Blastoporus). *Coel* u. *Coel*¹ Coelomsäcke (Cavum pleuroperitoneale), *Ent* Entoderm. *SpP* Splanchnopleura, *SoP* Somatopleura, *Ekt* Ektoderm, + Ort der Ausstülpung der Entodermzellen. (Schema mit Zugrundelegung der Hertwig'schen Auffassung.)

das viscerale verwächst mit dem Entoderm und wird zum **Darmfaserblatt** (Splanchnopleura) [1]).

Mit diesem Entwicklungsvorgang ist ein weiterer Schritt in der Organisation gethan, d. h. aus der zweiblätterigen Gastrula ist unter Oberflächenvergrösserung eine vierblätterige Coelomform geworden; wie die zweiblätterigen Thiere von der Gastraea, so sind die vierblätterigen von einer Coelomform ableitbar (Hertwig).

Greifen wir nun dem Gang der Entwicklung etwas vor und beantworten uns zunächst die Frage nach dem späteren Schicksal, d. h. nach den Metamorphosen der Keimblätter. Aus dem Ektoderm gehen hervor 1) die ganze Epidermis mit ihren Derivaten, d. h. Hautdrüsen, Haare, Nägeln, Federn etc., sowie das Epithel des Anfangs- und Endstückes des Darmcanales, 2) das Gehirn, Rückenmark und indirekt auch das gesammte periphere Nervensystem incl. Sympathicus, sowie endlich gewisse Theile der Sinnesorgane. Aus dem Mesoderm entstehen 1) die Muskeln, 2) die ganze Bindesubstanz (Knochen, Knorpel und Bindegewebe, Fett), 3) die Blutgefässe und das Herz, 4) der Urogenitalapparat, 5) die Cutis, 6) die Serosa der Pleuroperitonealhöhle und, wie wir oben schon gesehen haben, 7) die Wandung des Darmes mit Ausnahme des Darmepithels. Letzteres, sowie die von ihm aussprossenden Organe, wie z. B. die Schilddrüse, das Epithel der Luftröhre, der Bronchien und Lungenbläschen, die Leber und das Pankreas bilden sich aus dem Entoderm und ebendahin gehört auch die Chorda dorsalis.

Alle diese Gebilde nehmen also ihre Entstehung aus zelligen Elementen, welche anfangs ziemlich gleichmässig geformt d. h. indifferenten Characters sind. Bald aber ändern sie gruppenweise ihre Form und während sie sich immer weiter vermehren, gehen sie schliesslich, im Sinne einer Arbeitstheilung, ihren specifischen Bestimmungen entgegen. Sie führen zur Bildung von **Geweben**, welche mit verschiedener Wachsthums-Energie ausgerüstet, die **Organe** construiren.

Was die Gewebe betrifft, so scheiden sie sich in vier Hauptklassen:

1) in das **Epithel-** und in das genetisch auf letzteres zurückführbare **Drüsengewebe;**
2) in das **Stützgewebe** (Bindegewebe, Knorpel, Knochen);
3) in das **Muskel-** } **Gewebe.**
4) in das **Nerven-** }

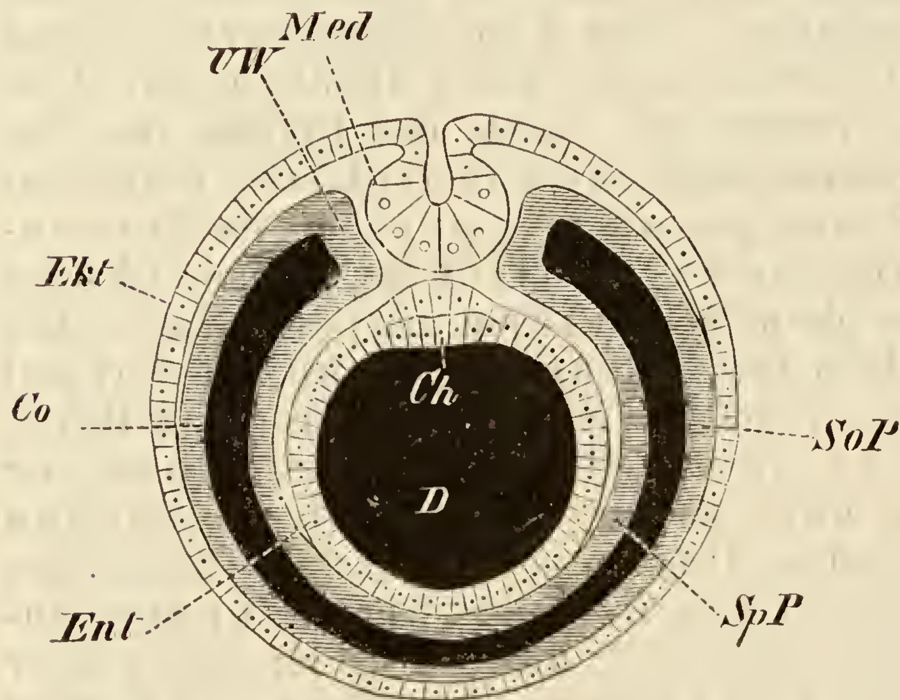
---

1) Damit ist selbstverständlich das Problem der Mesodermbildung bei höheren Vertebraten noch nicht als gelöst zu betrachten Was bis jetzt darüber ausgesagt werden kann, ist kurz Folgendes: In vielen Punkten an das „Mesenchym" der Wirbellosen erinnernd, nimmt es auch bei Wirbelthieren seine erste Entstehung immer von jener Stelle aus, wo das Ektoderm und das Entoderm in einander übergehen, also von der Gegend des Urmundes, oder, was für höhere Vertebraten dasselbe bedeuten will, von der Primitiv-Rinne aus. Zwischen den beiden übrigen Keimblättern sich entwickelnd und ebenfalls in ein parietales Hautfaser- und ein viscerales Darmfaserblatt zerfallend, kommt ihm als erste und wichtigste Aufgabe die Bildung von Blutzellen und zwar zunächst von weissen (Leukocyten, Lymphzellen) zu; weiterhin entstehen aus ihm noch viele andere Organe, von denen später die Rede sein wird.

Auf Grund des physiologischen Verhaltens kann man das Epithel- und das Stützgewebe als passive, das Muskel- und Nervengewebe als active Gewebe bezeichnen.

Unter Organen versteht man gewisse, auf eine bestimmte physiologische Funktion gerichtete Apparate, wie z. B. die gallenbereitende Leber, die mit dem Gasaustausch betrauten Kiemen und Lungen, das als Blutpumpe funktionirende Herz etc.

Fig. 10.



Die Organsysteme, wie sie der Reihe nach in diesem Buche abgehandelt werden sollen, sind folgende: 1) die äusseren Körperdecken, das sogenannte **Integument**; 2) das **Skelet**; 3) die **Muskulatur** mit den elektrischen Organen; 4) das **Nervensystem** mit den Sinnesorganen; 5) die **Organe der Ernährung, der Athmung, des Kreislaufes, des Harn- u. Geschlechtssystems.**

Fig. 11.

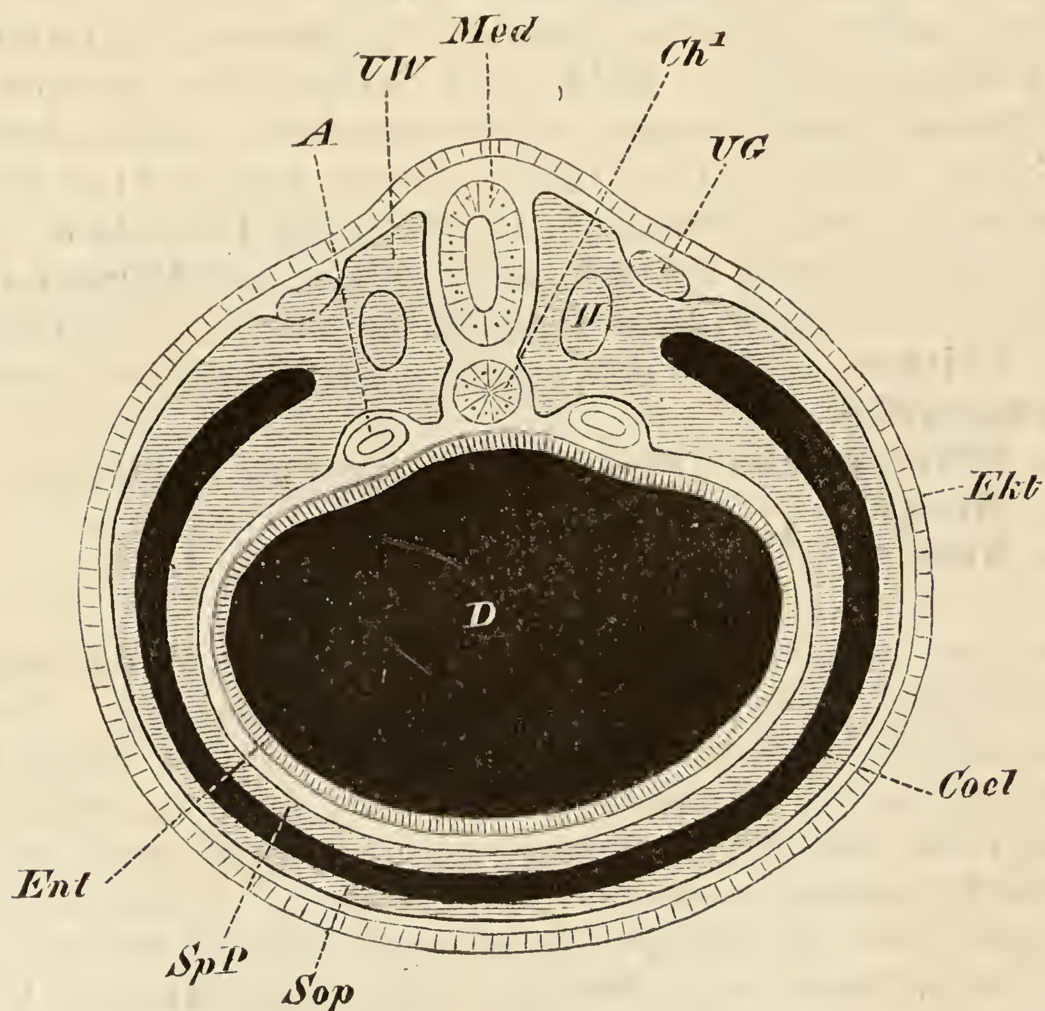


Fig. 10 u. 11. *D* Darm, *Ent* Entoderm, in Fig. 10 bei *Ch* in Wucherung begriffen zur Chordaanlage, *Ch*¹ (Fig. 11) die vom Entoderm abgeschnürte Chorda, *UW* Urwirbel, *UG* Urnierengang, *A* Aorta, *SpP* Splanchnopleura, *SoP* Somatopleura, *Coel* Coelom, *H* Spuren des abgeschnürten Coeloms im Innern der Urwirbel, *Ekt* Ektoderm. *Med* Medullarrohr, welches in Fig. 10 eben im Begriff steht, sich vom Ektoderm abzuschnüren. In Fig. 11 ist dies bereits geschehen.

Wenden wir uns nun zum weiteren Verlauf der Entwicklungsvorgänge zurück, so sehen wir, dass sich die uns schon von der Gastrula her bekannte Tendenz des embryonalen Thierkörpers, durch Faltenbildungen Formveränderungen einzugehen, immer mehr geltend macht und zur Entstehung anderer wichtiger Organe führt, wie z. B. des Nervenrohrs, der Sinnesorgane, des Darmrohres, des Amnion etc. Von allen diesen soll an diesem Ort nur die Entstehung des Nervenrohres etwas näher betrachtet werden. Dasselbe geht, wie schon oben bemerkt, aus dem Ektoderm hervor und zwar in Form einer in sehr früher embryonaler Zeit entstehenden Furche, deren Seitenränder sich mehr und mehr erheben und schliesslich zu einer über der Leibeshöhle liegenden Röhre verwachsen. Es ist dies die bei allen Vertebraten in ganz gleicher Weise auftretende Anlage des centralen Nervensystems, und indem dieses von dem mesodermalen Gewebe der späteren Wirbelsäule umwachsen wird, besteht also der Embryo der Wirbelthiere aus zwei parallelen, in seiner Längsaxe verlaufenden Röhren, einer dorsalen (neuralen) und einer ventralen (visceralen). Erstere enthält das Gehirn und das Rückenmark, letztere den Darm mit seinen Anhangsorganen, ferner die Lungen, das Herz, sowie die Urogenitaldrüsen. **Visceralröhre** und **Neuralröhre** berühren sich nicht unmittelbar, sondern zwischen beide schiebt sich eine aus dem Epithel des Urdarms, d. h. aus dem primären Entoderm, sich abschnürende Zellmasse ein, welche sich in der Richtung von vorn nach hinten zu einem stabförmigen Gebilde, der sog. **Rückensaite (Chorda dorsalis)** differenzirt. (Fig. 10, 11 bei *Ch*, *Ch*[1].) Letztere ist der Vorläufer des Axenskeletes, der **Wirbelsäule** (Columna vertebralis).

Das Auftreten des Neuralrohres und der Chorda hat für den Embryo, den wir uns jetzt wieder für einen Augenblick in seiner Coelomform (vergl. Fig. 8 und 9) vergegenwärtigen müssen, die wichtige, dreifache Folge, dass der Blastoporus oder, was damit identisch ist, die Primitivfurche verschlossen, und dass der Urdarm zum definitiven Darmrohr abgeschnürt wird. Ferner kommt es nicht nur zu einer gänzlichen Abschnürung des mittleren Keimblattes vom inneren, sondern die beiden Blätter desMesoderms fliessen lateralwärts von der Neuralhöhle und der Chorda zusammen und bilden so die erste Anlage der **Urwirbel** oder **Somiten**. Darin prägt sich die erste **Segmentirung** des Wirbelthierleibes aus, und wir haben jeden Urwirbel in letzter Instanz als eine Aussackung des Urdarms aufzufassen. Daraus folgt, dass wir auch eine Fortsetzung der Urdarmhöhle innerhalb derselben erwarten dürfen, und diese ist auch wirklich bei Fischen, so vor Allem bei Amphioxus und Selachiern vorhanden. Bei höheren Typen dagegen treffen wir von Anfang an eine solide Anlage der Urwirbel, was aber hier wie dort in erster Linie festzuhalten ist, das sind die späteren engen Beziehungen derselben zur Consolidirung des Axenskeletes, sowie zur Anlage der Stammmuskulatur und der Urogenitalorgane.

Der in seinen Grundzügen von uns geschilderte embryonale Thierkörper liegt bei allen Vertebraten auf dem dorsalen Pol des Eies, welcher somit an dieser Stelle eine von der übrigen Eicircumferenz sich abhebende, verdickte Scheibe darstellt. Dieselbe besitzt eine ovale oder rundlich-ovale Form und wird mit dem Namen der **Keimscheibe** bezeichnet. An ihrem Vorder- und Hinterende, sowie zu beiden Seiten

Fig. 12.

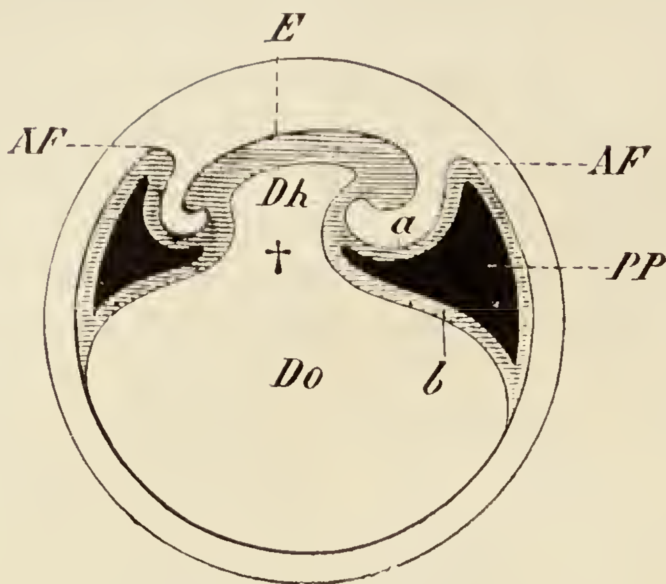


Fig. 13.

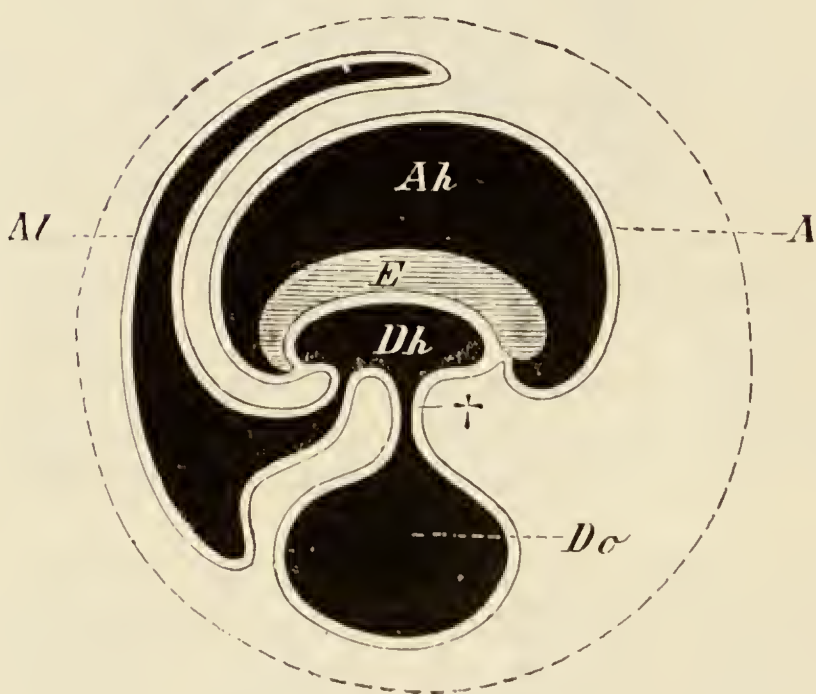
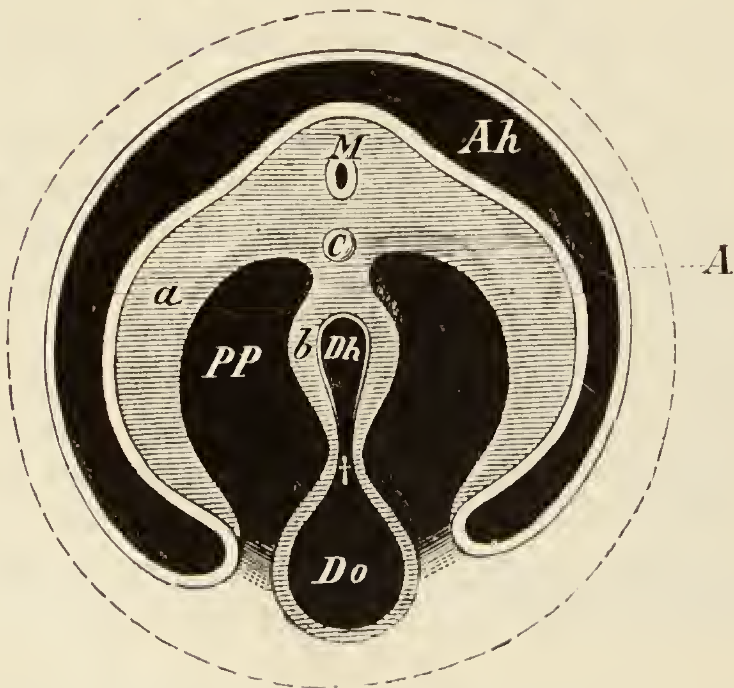


Fig. 14.



ist sie durch Falten vom übrigen Blastoderm scharf abgegrenzt (Kopffalte, Schwanzfalte, Seitenfalten) (Fig. 12). Indem sich nun der auf dem Dotter gewissermassen reitende Embryo immer mehr von jenem abhebt, und indem jene Falten immer tiefer einschneiden und das Bestreben zeigen, sich im Mittelpunkt (spätere Nabelgegend) zu vereinigen, kommt es zur Bildung eines Kanales, wodurch der Embryo mit dem sein Nahrungsmaterial liefernden Dottersack zusammenhängt **(Ductus vitello-intestinalis)** (Fig. 12–14, bei †). Der Dottersack (*Do*) wird später entweder abgeworfen oder nach Aufnahme in das Innere des Körpers resorbirt.

Was die embryonalen Hüllen (Amnion), sowie die bei Säugethieren existirenden engen Beziehungen zwischen Mutter und Frucht (Placentarbildungen) betrifft, so werden dieselben erst in einem späteren Capitel zur Sprache kommen, und dasselbe gilt auch für die specielle Entwicklung der einzelnen Organsysteme.

Ich betrachte das mir gesteckte Ziel für's Erste als erreicht, wenn es mir gelungen ist, zu zeigen, dass die Anlage des Wirbelthierleibes im Wesentlichen zurückzuführen ist auf einen Faltungsprozess, welcher anfangs zur Bildung von zwei, dann von drei Blättern führt. Aus diesen sahen wir dann zwei in seiner Längsaxe gelagerte Röhren, eine dorsale

Fig. 12, 13, 14, Bildung des Körper- und Darmnabels. Schema. Fig. 12 und 13 stellen einen Längs-, Fig. 14 einen Querschnitt dar. *E* Embryo. *Dh* Darmhöhle, *Do* Dottersack, † Ductus vitello-intestinalis. *PP* Pleuro peritoneal —, *Ah* Amnionhöhle, *AF* Amnionfalte, *A* Amnion, *Al* Allantois, *a* u. *b* Somato- und Splanchnopleura, *M* Medulla spinalis, *C* Chorda dorsalis.

und eine ventrale, hervorgehen, welch' letztere durch das Auftreten des Darmrohrs doppelt erscheint (Fig. 15, *NR, VR, DH*).

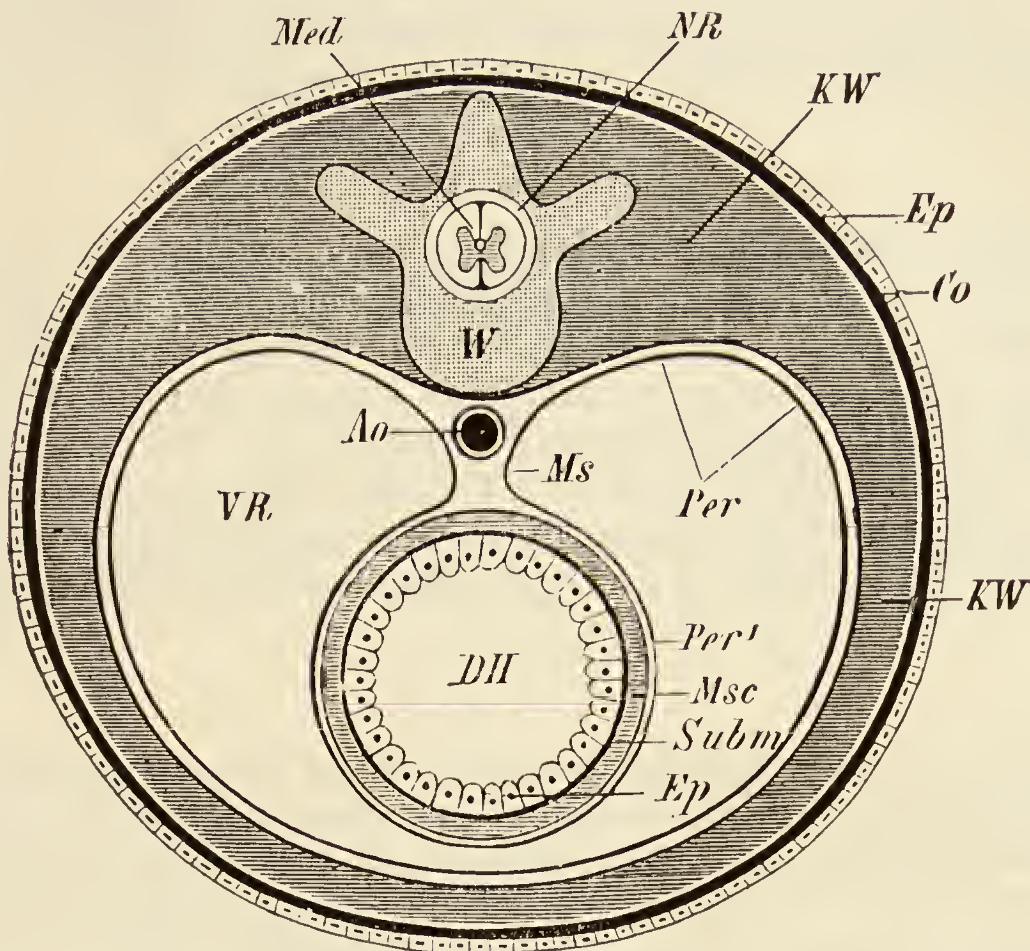


Fig. 15. Querschnitt durch den Wirbelthierkörper, schematisch. *W* Wirbelsäule, welche die Neuralröhre *NR* bildet. In dieses liegt das Rückenmark (*Med*) mit seiner peripheren, weissen und seiner centralen, grauen Substanz. *Ep* Epidermis, *Co* Corium oder Cutis, *KW* Körperwand (Somatopleura), *VR* Visceralröhre, vom Peritoneum (Serosa) *Per* ausgekleidet. Dieses sogenannte Peritoneum parietale erzeugt bei *Ms* (Mesenterium) eine in die Visceral-Röhre einspringende Falte, welche als Peritoneum viscerale (*Per*¹) das Darmrohr umschliesst, *DH* Darmhöhle von einem Epithel *Ep* ausgekleidet. Auswärts davon liegt die Submucosa (*Subm*) und nach aussen von dieser die Musculatur des Darmes (*Msc*). *Ao* Aorta.

Ich habe nur noch hinzuzufügen, dass die dorsale Röhre, welche das centrale Nervensystem darstellt, späterhin (vergl. das über die Urwirbel Mitgetheilte) von einer gegliederten, in gleichwerthige Abschnitte (Metameren) zerfallenden Knorpel- oder Knochenhülle, dem Wirbelrohr, umgeben wird.

Bezüglich der Gliederung des Wirbelrohrs habe ich zu bemerken, dass sich eine ganz ähnliche Segmentirung auch in andern Organsystemen z. B. in der Muskulatur, sowie in den, in engstem Connex zur Wirbelsäule stehenden spangenartigen Stützorganen (Rippen) documentirt. Eben dahin gehören auch die Wurzeln der Spinalnerven, die Ganglienkette des sympathischen Grenzstrangs ect., kurz es existiren Beweise genug für eine segmentale Anlage des Wirbelthierleibes, die sich allerdings äusserlich nicht mehr ausspricht, wie dies bei Arthrozoën der Fall ist, die aber immerhin einen wichtigen Wink abgibt für die Abstammung der Vertebraten von gegliederten wirbellosen Urformen.

Das sich erweiternde Vorderende des Neural- und Visceralrohrs tritt dadurch in nächste Beziehung zur Aussenwelt, dass sich in ersterem das Gehirn und die Sinnesorgane, d. h. der Sitz der höhern geistigen Funktionen, des Intellektes, in letzterem gewisse Vorrichtungen zur Nahrungsaufnahme und Respiration entwickeln.

Man bezeichnet diesen Körperabschnitt daher als den **Kopf**, während das hintere Leibesende, in dessen Bereich die Ausführungsgänge

des Darmes und des Urogenitalapparates fallen, den Namen **Schwanz** führt. **Hals** und **Rumpf** fasst man als **Stamm** zusammen und stellt ihm die von ihm auswachsenden Gliedmassen als **Appendiculärorgane** gegenüber. Die skeletogene Grundlage von Kopf und Wirbelsäule fassen wir, wie früher schon erwähnt, unter dem Namen des Axenskeletes zusammen.

Aus dieser Form des Wirbelthierkörpers, welcher ein bilateral-symmetrischer Plan zu Grunde liegt, ergeben sich seine 3 Axen. Die eine davon, welche sich als Hauptaxe des Körpers in der Richtung vom Kopf zum Schwanz, d. h. vom oralen zum aboralen Pol erstreckt, bezeichnet man mit dem Namen der Längsaxe; die zweite verbindet die Bauch- mit der Rückenfläche und heisst deshalb Dorsoventral-Axe, die dritte endlich, welche die beiden Seitenflächen verbindet, ist die transversale oder Queraxe; die beiden letzteren sind Nebenaxen.

Die systematische Zoologie hat auf Grund der verwandtschaftlichen Beziehungen der Thiere zu einander dieselben in gewisse Abtheilungen und Unterabtheilungen gebracht, die man als Klassen, Ordnungen, Unterordnungen, Familien, Gattungen und als Arten bezeichnet. Es mag am Platz sein, die Hauptvertreter der grössern Gruppen, soweit sie sich auf die Wirbelthiere beziehen, kurz zu betrachten.

A. Acrania
  Amphioxus [1])

B. Craniota
  I. CYCLOSTOMATA (Saug- und Rundmäuler)
    Myxinoiden, Petromyzonten
  II. GNATHOSTOMATA (Kiefermäuler)
    a) **Anamnia** (ohne Amnion)

Ichthyopsiden:
- 1) Pisces
  - Selachii (Squali, Rajae)
  - Holocephali
  - Ganoidei (Knorpel- und Knochenganoiden)
  - Teleostei (Physostomi (mit offenem) und Physoclysti (mit geschlossenem Verbindungsgang zwischen Vorderarm und Schwimmblase).
- 2) Dipnoi:
  - (Monopneumones und Dipneumones)
- 3) Amphibia
  - Urodela (Perennibranchiata, Derotremata, Salamandrina)
  - Gymnophiona (Fusslose Schleichenlurche)
  - Anura (Frösche, Kröten).

---

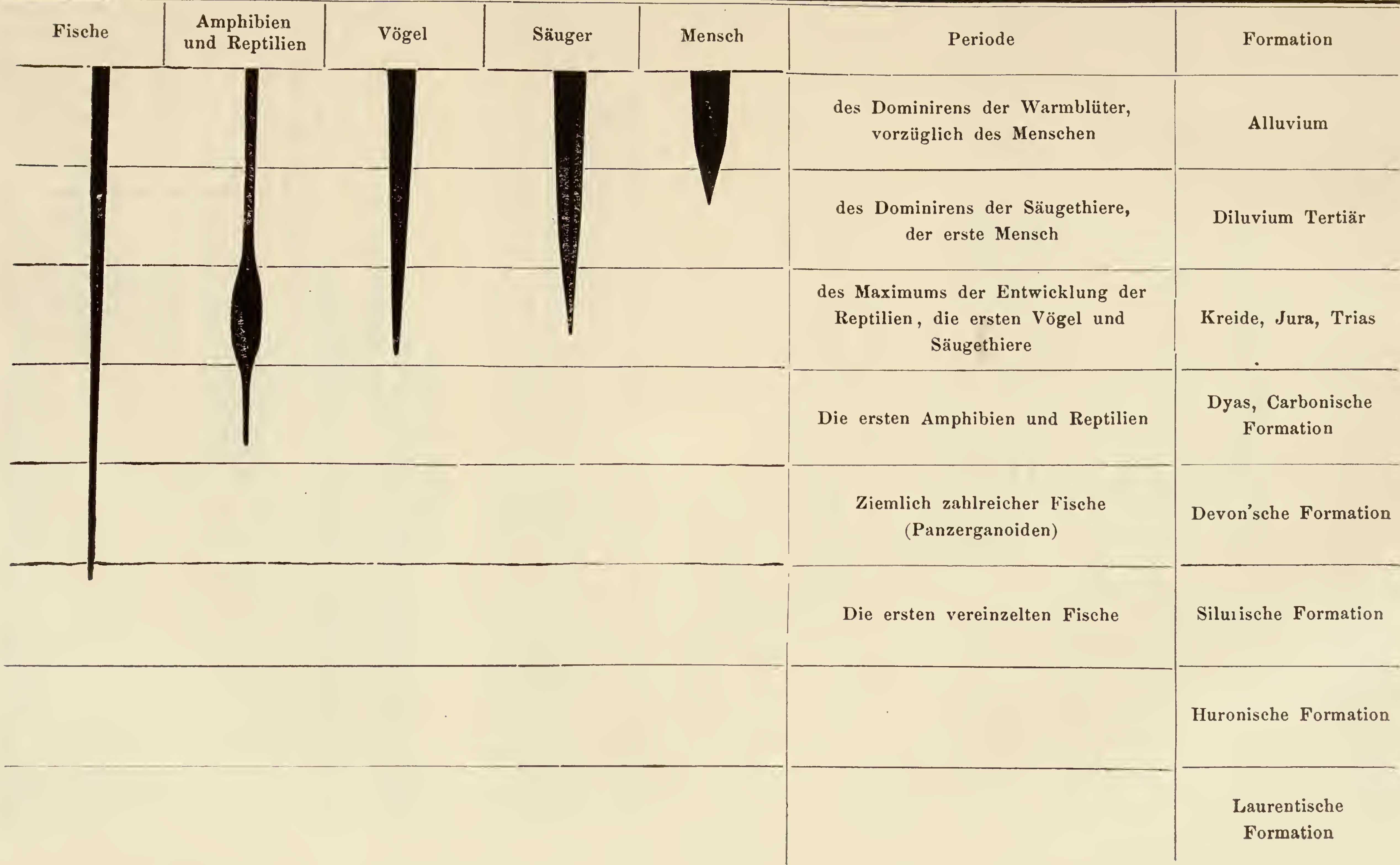
1) Entgegen der Annahme mancher Morphologen, welche den Amphioxus gerne aus der Reihe der Wirbelthiere gestrichen wissen möchten, bemerke ich, dass mir nach der fundamentalen Arbeit von Hatschek die Wirbelthiernatur desselben sicherer und reiner als je begründet erscheint. Ich erinnere nur an die Anlage der Chorda, des

b) Amniota (Vertebraten, welche während der Foetalzeit ein Amnion entwickeln).

Sauropsiden {
1) Reptilia
   Chelonii
   Saurii
   Ophidii
   Crocodilini
2) Aves
   Ratitae (Laufvögel)
   Carinatae (Flugvögel)
}

c) Mammalia:
   Ornithodelphia (Monotremata, Schnabelthiere) (Prototheria)
   Didelphia (Marsupialia, Beutelthiere) (Metatheria)
   Monodelphia (Placentalia, Thiere mit Mutterkuchen) (Eutheria).

Coeloms, an den Aufbau der Gewebe aus den Keimblättern. Dass wir aber deswegen in ihm den Stammvater der heutigen Wirbelthiere erblicken sollten, dazu ist kein Grund vorhanden Es muss vielmehr berücksichtigt werden, dass, wie Dohrn mit Recht betont, der Amphioxus wie die Cyclostomen in Folge ihrer Lebensweise ganz bedeutende Rückbildungen erlitten haben.


Die allmählige Entwicklung der Wirbelthiere auf der Erde graphisch dargestellt nach H. Credner.
Fische
Amphibien und Reptilien
Vögel
Säuger
Mensch
Periode
Formation
des Dominirens der Warmblüter, vorzüglich des Menschen
Alluvium
des Dominirens der Säugethiere, der erste Mensch
Diluvium Tertiär
des Maximums der Entwicklung der Reptilien, die ersten Vögel und Säugethiere
Kreide, Jura, Trias
Die ersten Amphibien und Reptilien
Dyas, Carbonische Formation
Ziemlich zahlreicher Fische (Panzerganoiden)
Devon'sche Formation
Die ersten vereinzelten Fische
Siluische Formation
Huronische Formation
Laurentische Formation

SPECIELLER THEIL.

A. Integument.

Die **äussere Haut** besteht aus einer oberflächlichen, ektodermalen und aus einer tiefen, mesodermalen Schicht. Erstere ist die **Epidermis** (Oberhaut), letztere das **Corium** (Lederhaut oder Cutis). Vom Corium grenzt sich das sogenannte Unterhautbindegewebe in der Regel nicht scharf ab, sondern beide gehen oft ganz allmählich ineinander über. Während nun die Epidermis stets nur aus Zellen besteht, finden sich in der Cutis vorzugsweise Fasern von bindegewebiger, elastischer und contractiler Natur. Auch Gefässe, Nerven, Drüsen, Farbzellen und Knochenbildungen besitzen ihre Haupt- beziehungsweise ausschliessliche Verbreitung im Corium. Letzteres gilt z. B. für die Gefässe und Knochenbildungen.

Aus dem Mitgetheilten erhellt schon zur Genüge, dass sich die Haut durch eine ausserordentliche Vielseitigkeit nach der morphologischen, wie nach der physiologischen Seite hin auszeichnet, und das kann auch nicht befremden, wenn man ihre periphere, den äusseren modificirenden Einflüssen sehr zugängliche Lage in Erwägung zieht.

An der Epidermis unterscheidet man ganz allgemein eine oberflächliche, aus verhornenden Zellen bestehende Schicht (Stratum corneum, Hornschicht), sowie eine tiefere, aus weichen, saftreichen Zellen sich aufbauende Lage (Stratum Malpighii, Schleimschicht). Letztere fungirt als Matrix, d. h. sie sorgt für immerwährende Regeneration der an ihrer freien Oberfläche einem stetigen Abschilferungsprozess unterliegenden Hornschicht. Von der Epidermis nehmen alle Hautdrüsen sowie alle jene Organe ihren Ausgang, welche man als Epidermisgebilde bezeichnet, also die Haare, Borsten, Federn, Nägel, Klauen, Hufe etc. Auch die letzten Endapparate der Hautsinnesorgne sind aus einer Differenzirung von Epidermiszellen hervorgegangen zu denken. Finden wir viele dieser Organe später in bestimmten Beziehungen zum Corium, so sind diese stets als secundär erworben zu betrachten.

Was die Pigmentbildung betrifft, so findet sie nie, auch wenn man ihr in der Epidermis begegnet, in den Epithelzellen selbst statt, sondern stets handelt es sich um eine Einwanderung von der Cutis, beziehungsweise vom benachbarten Bindegewebe aus. Als Träger dienen Wander-

zellen, welche das Corium aller Wirbelthiere massenhaft durchziehen und von hier aus unter den mannigfachsten Formveränderungen in die Intercellular-Lücken der Epidermis eindringen. Es kommt zu Faden- und Netzbildungen, deren Zerfallproducte (vielleicht als Nährmaterial) von den Epithelzellen aufgenommen werden (Aeby.)

Wasserbewohnende Thiere besitzen im Allgemeinen eine dünnere, imbibitionsfähigere Hornschicht, als Landthiere, welche in der Regel grösseren, mechanischen Schädlichkeiten ausgesetzt sind. Ferner sei noch erwähnt, dass die Bindegewebsbündel des Coriums bei Fischen, Amphibien, und Reptilien insofern eine typische Anordnung zeigen, als wagrechte Züge mit senkrechten regelmässig abwechseln. Im Gegensatz dazu ist ihre Anordnung bei Vögeln und Säugern regellos, d. h. die Fasern sind dichter verfilzt.

Fische.

Die Epidermis der **Neunaugen** ist aus mehrschichtigem Epithel aufgebaut, dessen oberste Zelllage, ganz wie dies auch für Amphioxus gilt, einen porentragenden Cuticularsaum besitzt. Ein solcher ist, wenn auch nie so stark entwickelt, in seltenen Fällen auch bei Teleostiern und stets bei Dipnoërn nachweisbar, dagegen kann man nicht überall von einem eigentlichen Stratum corneum der Epidermis reden. Alle Zellen — und dies gilt auch für die Epidermis der übrigen Fische, ja, wahrscheinlich aller übrigen Wirbelthiere — besitzen dicht stehende, feine Fortsätze des Protoplasmas, wodurch sie nicht nur unter sich, sondern auch mit dem unterliegenden Corium (so bei Teleostiern wenigstens) in Verbindung stehen. Es existirt also ein intercelluläres protoplasmatisches Netz und dieses hat früher zur Annahme von „Riff- und Stachelzellen" geführt.

Auf den Cuticularzellen der Epidermis von Petromyzon und Ammocoetes finden sich — und dies gilt ebenfalls für Amphioxus — nicht selten Haare, die jedoch keiner activen Bewegung fähig sind. Sie sind als letzter Rest eines von den Wirbellosen her vererbten, allgemeinen Flimmerkleides aufzufassen.

Besondere, am Mundsaum und auch am übrigen Körper der Neunaugen vorkommende Sinneszellen werden wir erst in dem Capitel über die Sinnesorgane näher zu besprechen haben.

In dem aus den oben geschilderten Zellen gebildeten Epidermislager kommen auch noch andere Zellformen von viel grösserem Umfang vor. Bei verschiedenen Fischen finden sie sich in sehr verschiedener Zahl; so scheint die Haut des Schlammpeitzgers, sowie der Dipnoër fast ganz aus ihnen componirt, während sie dann wieder bei andern, wie z. B. bei der Schleie und den Neunaugen, sehr spärlich sind. Sie haben ihrer Form wegen den Namen Kolben- oder Becherzellen erhalten und finden sich auch bei manchen Ganoiden, z. B. beim Stör. Als stark lichtbrechende, geschlossene Blasen oder Kolben im Stratum Malpighii entstehend und mit ihrem fussartigen Basalende dem Corium direct aufsitzend, verharren sie hier entweder zeitlebens in ihrer geschlossenen Form (Petromyzon, Myxine, Anguilla, Tinca), oder steigen sie in der Epidermis empor und öffnen sich dann an der freien Oberfläche, um hier Schleim zu produciren.

Aus diesem Grunde hat man diese aus gewöhnlichen Epidermiszellen hervorgehenden Gebilde mit dem Namen der Schleimzellen belegt. Sie ölen gewissermaassen die im Gegensatz zu den übrigen Vertebraten an und für sich schon wie Schleim aussehende glatte, weiche Fischepidermis ein und mögen sie so gegen den Einfluss des Wassers schützen. Den Rochen und Haien fehlen die Schleimzellen in der Haut spurlos, sie kommen aber hier in der Rachenschleimhaut vor. Ihre Epidermis besteht nur aus Zellen einerlei Art, nämlich aus polygonalen Plattenzellen.

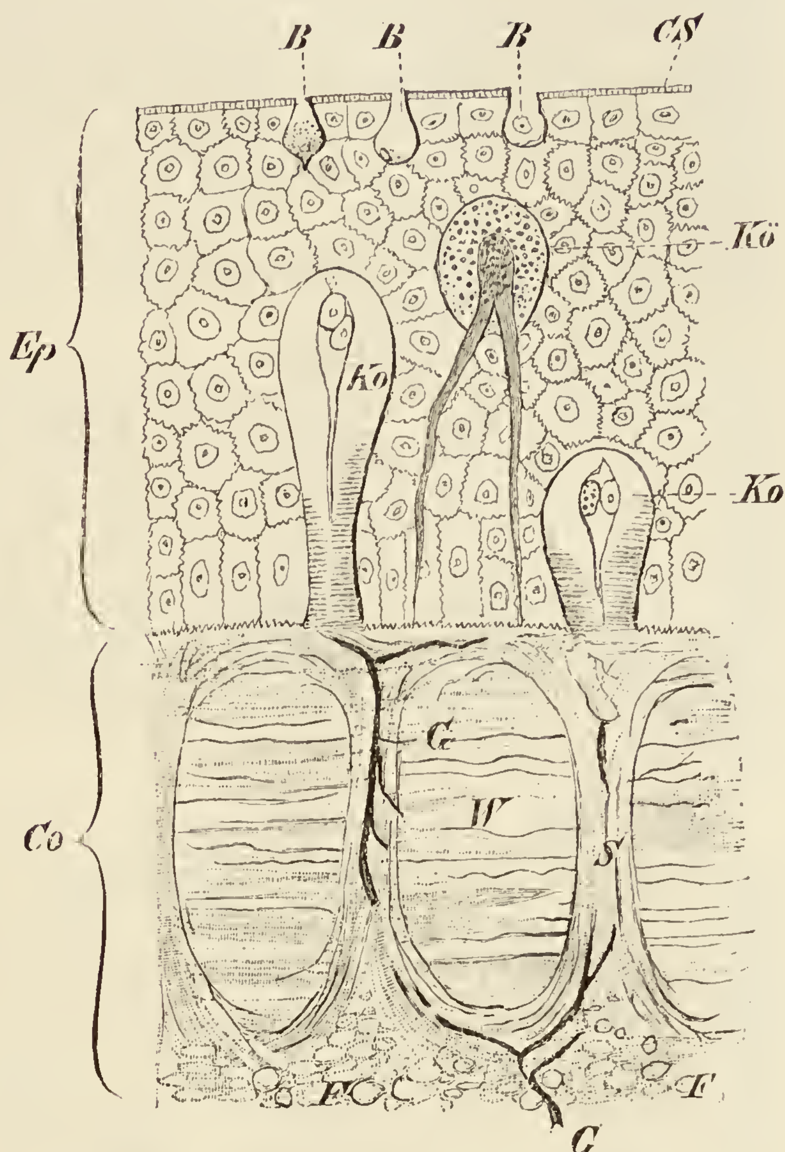


Fig. 16. Durchschnitt durch die Fischhaut, combinirtes Bild. *Ep* Epidermis, *C* Corium, *F* Subcutanes Fett. *CS* Cuticularsaum, *B*,*B* Schleimzellen, *Ko* Kolbenzellen, *Kö* Körnerzellen, *G* Gefässe, welche in den senkrechten Bindegewebslagen (*S*) des Coriums aufsteigen, *W* Wagrechte Züge des letzteren.

Ausser diesen Formelementen finden sich in der Epidermis von Petromyzon sog. Körnerzellen. In ihrer Form oft an Ganglienzellen erinnernd, laufen sie gegen das Corium zu gabelig getheilt in unmessbar feine Fäden aus, und es ist bis jetzt nicht zu ermitteln, ob sie secretorische Organe oder Sinneswerkzeuge oder vielleicht beides zusammen vorstellen (Fig. 16, *Ko*). Bei andern Fischen sind sie bis jetzt nicht nachgewiesen.

In der Fischepidermis finden sich nicht nur strahlenförmige, pigmentirte, sondern auch blasse, mit Nerven im Zusammenhang stehende Pigmentzellen (Leydig). Während bei Selachiern freies Pigment sowohl im Stratum Malpighii, als in der Cutis liegt, begegnen wir bei den Neunaugen einer Pigmentschicht zwischen Corium und dem darunter liegenden, eigenthümlichen Fettkörper, jedoch finden sich auch schon spärliche verästelte Pigmentzellen im Corium selbst. Ueber die in alternirender Weise verlaufenden Schichten des Coriums möge man die Fig. 16 vergleichen und ich habe nur hinzuzufügen, dass sich die Oberfläche der Lederhaut bei manchen Fischen an den verschiedensten Körperstellen, vorzugsweise aber am Kopf, in cylindrischen und wohl auch kelchförmigen oder spitz auslaufenden Papillen erhebt. Diesen Bildungen, in welche Nerven und Gefässe eintreten, werden wir bei den höheren Vertebraten unter der Form des sogenannten Papillarkörpers in viel stärkerer Entwicklung wieder begegnen.

In der Fischhaut kennt man keine Muskeln und ebensowenig Drüsen im Sinn der übrigen Wirbelthiere[1]).

1) Als Ausnahme ist die auf der Bauchflosse männlicher Haifische

Die **Schuppen** der Fische entstehen nicht, wie man vielleicht anzunehmen geneigt sein könnte, als Epidermiswucherungen, sondern als Ossificationen des Coriums. Sie stecken in sogenannten Schuppentaschen, welche von den Bindegewebsfibrillen der Lederhaut gebildet werden. Die Epidermis geht entweder zeitlebens, wie bei den Teleostiern, über sie hinweg, oder ist dies wie bei den Ganoiden und Selachiern nur in embryonaler Zeit der Fall. Ueber ihre Genese und ihre verschiedenen Formen, sowie über ihre genaueren Beziehungen zum Hautskelet — denn letzterem sind sie zuzurechnen — vergleiche man das betreffende Capitel.

Manche Fische bekommen zur Paarungszeit einen **Hautausschlag** („Perlausschlag"), welcher auf einer Wucherung der Epidermis beruht und sich über den Körper mehr oder weniger weit verbreiten kann, so z. B. bei Chondrostoma nasus, Gobio fluviatilis, Leuciscus rutilus. Bei andern tritt ein förmliches Hochzeitskleid auf, oder macht sich die Farbe nach stattgehabtem Kampf mit Rivalen in brillantester Weise bemerklich (Stichling). Wieder bei anderen kommen unter dem Willenseinfluss stehende Anpassungen an die Farbe der Unterlage vor (Pleuronectes).

Die Haut des Amphioxus weicht in ihrem Bau von derjenigen der übrigen Wirbelthiere in manchen Punkten ab. Dies gilt vor allem für die Larve, deren Oberfläche mit einem Wimperkleid überzogen ist, worin wir ein Erbstück von den Wirbellosen zu erblicken haben. Die ganze Epidermis des erwachsenen Thieres besteht aus einer einzigen Schicht von Cylinderzellen mit porösem, breitem Cuticularsaum. Zwischen denselben befinden sich schmale Sinneszellen, wovon jede an ihrer Basis mit einem Nerven in Verbindung steht, während ihr oberes Ende ein einziges starres Haar trägt. (Vergl. das Capitel über die Sinnesorgane.)

Die Cutis ist überall von gleicher Dicke, stark lichtbrechend und zart concentrisch gestreift, doch kommen auch senkrecht aufsteigende Fasern zur Beobachtung. Vom Unterhautbindegewebe scharf abgesetzt, führt sie nie Kerne. Letzteres besteht aus einer stark lichtbrechenden, homogenen, gallertigen Substanz, welche von einem merkwürdigen Kanalsystem, sowie von feinen, vorzugsweise von den Ligamenta intermuscularia her ausstrahlenden Fasern durchzogen wird. Jenes Kanalsystem findet sich besonders reich entwickelt in der Seitenwand des Mundes, in der Kopf- und Schwanzflosse und bildet in den sogen. Seitenfalten liegend förmliche Kanäle (Seitenkanäle), welche die flache Bauchwand gegen die Flanken des Thieres absetzen und sich vom Kopf bis gegen den Porus erstrecken (Rolph). Vorn und hinten blind geschlossen, sind sie im Innern von einem zarten Endothel ausgekleidet und das Ganze ist nichts anderes, als ein subcutanes Lymphsystem.

---

vorkommende Glandula pterygopodii zu betrachten. Sie entsteht aus einer schlauchartigen Einstülpung der äusseren Haut und steht zu den Copulationsorganen in Beziehung. (Vergl. das Capitel über das Urogenitalsystem.)

Weiter gehört dahin die unter den Stacheln der Rückenflosse von Trachinus liegende Giftdrüse. Sie ruht jederseits auf dem Grund von sackartigen Haut-Einstülpungen, während ihre Ausführungsgänge im Bereich der Stacheln liegen. Die Wirkung des Giftes, selbst auf grössere Thiere, ist eine starke. Es afficirt das centrale Nervensystem und das Herz (Convulsionen, Starrkrampf, Paralyse).

Ich kann dieses Capitel nicht verlassen, ohne noch der auf der äusseren Haut, sowie in der Mund- und Kiemenhöhle mancher Fische, (Scopelinen, Chauliodus a. A.) vorkommenden sogenannten **Nebenaugen** gedacht zu haben. Dieselben stellen regelmässig vertheilte und dadurch an das Seitenkanalsystem erinnernde hellglänzende Punkte dar. Sie haben ihren Sitz im Corium und ihrem Bau nach kann man sie in mehrere Formen zerlegen, nämlich in „augenähnliche, glasperlähnliche und Leuchtorgane“ (Leydig). Die erstgenannten, obgleich an Augen gewisser Wirbelthiere erinnernd, lassen sich doch nicht mit wirklichen Augen zusammenreihen; die zweite und dritte Form hat vollends damit gar nichts zu schaffen. Die erste Form besteht aus bräunlichen, in das Corium eingebetteten Säckchen, welche mit einer grauen Masse zelliger Elemente erfüllt sind. Die Organe der zweiten Form sind schüsselartige, bräunlich gerandete Eintiefungen, ausgekleidet von einer metallisch glänzenden Schicht irisirender Flitterchen, Plättchen und Fasern und überspannt von einer hellen Hautlage. Die dritte Form endlich in Gemeinschaft mit der letztgenannten bei Scopelinen auftretend, wird durch grössere, silberglänzende Flecken repräsentirt. Die erste Form findet sich bei Chauliodus, Gonostoma, Ichthyococcus und Argyropelecus; Chauliodus besitzt mehr als 1000 Punkte.

Die physiologische Deutung aller dieser Organe liegt noch ganz im Unklaren, jedenfalls aber stehen sie unter dem Einfluss des Nervensystems. Am ehesten kann man an Leuchtorgane oder auch an electrische oder pseudoelectriche Organe denken (Leydig).

Amphibien.

Für die Mittelstellung der Amphibien zwischen den Fischen und den höheren Wirbelthieren spricht auch der Bau ihres Integumentes. Die Epidermis der wasserbewohnenden Larve zeigt sich — und das ist eigentlich von vorneherein zu erwarten — verschieden von der des landlebenden geschlechtsreifen Thieres, sie ist fischähnlicher. Geschieht auch der Uebergang nicht ganz unvermittelt, so ist er doch ziemlich genau markirt und zwar durch einen Häutungsprocess.

Bei der neugeborenen Salamanderlarve unterscheidet man in der Epidermis zwei scharf gesonderte Schichten, eine äussere, die aus platten, eine innere, die aus mehr cylindrisch gestalteten Zellen besteht (Fig. 17 a, b). Man kann dieselben als Stratum corneum und mucosum

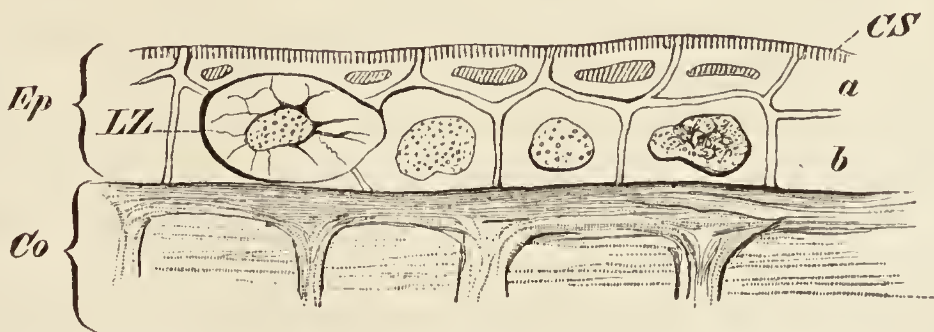


Fig. 17. Haut der Larve von Salamandra mac. *Ep* Epidermis, *Co* Corium, *a* Stratum corneum, *b* Stratum Malpighii, *s* mucosum, *LZ* Leydig'sche Zellen. *Cs* Gestrichelter Randsaum.

s. Malpighii bezeichnen. Der uns von den Fischen her bekannte gestrichelte Randsaum findet sich auch bei der Salamanderlarve wieder

und ist von dem dort geltend gemachten Gesichtspunkt aus zu betrachten [1]).

Anfangs besteht sowohl das Stratum corneum als das Stratum mucosum aus einer einfachen Zellenlage, später aber wird das letztere mehrschichtig und die Zellen liegen dann in regelloser Anordnung durch einander. Eine Ausnahme davon macht nur die sich nie häutende Cornea, indem sie auf embryonaler Stufe stehen bleibt.

Wie bei den Fischen, so kann man auch bei Amphibien jene vom Zellprotoplasma ausgehenden intercellularen Netze constatiren, wodurch die einzelnen Zellen brückenartig verbunden und unter einander in engste physiologische Verbindung gesetzt werden. Am Schluss des Larvenlebens bildet sich eine wirkliche Hornschicht und das Stratum corneum der Larve wird durch eine Häutung abgestossen (Pfitzner). Was man früher am erwachsenen Amphibium für eine homogene Cuticula der Epidermis erklärte, ist als aus einer einfachen Lage von Epidermiszellen hervorgegangen nachzuweisen; eine eigentliche Cuticula besteht somit bei landlebenden Amphibien überhaupt nicht. Solange das Stratum mucosum noch aus einer einzigen Zelllage besteht, wandeln sich einzelne Zellen in die sogenannten Leydig'schen Zellen („Schleimzellen"), um. Dies geschieht unter Aufhellung des Inhaltes, Schrumpfung des Kerns, sowie unter Auftreten von Vacuolen und protoplasmatischen Netzbildungen etc. (Fig. 17, *LZ*)

Diese Zellen, welche ihre Nachbarn sehr bedeutend an Grösse überragen, gehen gegen das Ende des Larvenlebens eine regressive Metamorphose ein, bis sie sich schliesslich wieder zu gewöhnlichen Epidermiszellen rückgebildet haben. Bei älteren Thieren, die ans Land gegangen sind, ist also hiervon nichts mehr zu entdecken.

Zwischen den Epidermiszellen der Amphibien existirt ein reichverzweigtes intercellulares Netz von Lymphräumen, die theils nach den Hohlräumen der Cutis, theils nach der freien Hautfläche zu Verbindungen zeigen. Letzteres gilt jedoch nur für das Larvenstadium, insofern nach der ersten Häutung das Stratum corneum nach aussen einen Abschluss erfährt (Pfitzner). Auch bei erwachsenen Thieren besteht das Stratum mucosum seinem Hauptaufbau nach aus cubischen Zellen, doch finden sich da und dort, ohne typische Verbreitung, flaschenförmige Zellen eingestreut. Dieselben stossen mit ihrem Hals stets nach oben, direct an die Hornschicht, während der Bauch der Zelle nach abwärts schaut. Wie die Leydig'schen Zellen der Larvenepidermis, so sind auch diese Flaschenzellen in der Haut des erwachsenen Thieres als transformirte Epidermiszellen des Stratum mucosum aufzufassen. Ihre Funktion ist noch keineswegs klar, doch mögen sie zur Erleichterung des Häutungsprozesses in Beziehung stehen. Vielleicht aber functioniren sie auch nur als Bindemittel zwischen Stratum corneum und Stratum mucosum. Die eine schleimige Flüssigkeit enthaltenden Leydig'schen Zellen der Larve dienen, obgleich eine Secretion nicht direct nachweisbar ist, doch wahrscheinlich zum Einölen, Einfetten der Intercellularsubstanz (Pfitzner). Von einer Communication dieser beiden Zellformen nach aussen ist keine Rede.

---

1) Active Flimmerzellen finden sich zeitlebens bei wasserbewohnenden Amphibien (Perennibranchiaten), bei allen Larven aber temporär im Bereich der äusseren Kiemen.

Während sich die Haut der wasserbewohnenden Larve glatt anfühlt, trifft man bei landlebenden Amphibien, vor allem bei alten Kröten, doch auch bei Urodelen, eine rauhe, höckerige Hautoberfläche. Es beruht dies theils auf der Existenz von prominirenden Drüsen, sowie von höckerigen, stacheligen oder warzigen Epidermiswucherungen, theils auf einer besonderen Sculptur des Stratum corneum, welches auf seiner freien Fläche die mannigfaltigsten höckerigen Kämme, Leisten etc. erzeugt, die sich alle zu einer Art von Netzwerk unter einander verbinden können (Leydig). Die Haut kann dadurch ein schrundiges, je nach der Species wechselndes, Aussehen erhalten.

An bestimmten Körperstellen, wie z. B. an den Hand- und Fussballen, sowie an den Fingerspitzen kann es zu **Verhornungen** kommen; bei dem japanesischen Molch Onychodactylus ist dies in solchem Grade der Fall, dass man selbst von nagelartigen Bildungen sprechen kann. Dahin gehört auch die zur Laichzeit sich bildende Daumenschwiele der Vorderextremität unserer Frösche und Kröten, sowie die an der zweiten und dritten Zehe von Bombinator vorkommenden schwieligen Gebilde. Alle diese Apparate dienen zum Festhalten des Weibchens während der Brunstzeit.

Pigment findet sich in der Epidermis theils diffus, theils in contractionsfähigen Zellen (Chromatophoren), die aus umgewandelten Bindegewebszellen hervorgegangen sind; weitaus grössere Mengen jedoch liegen in der Cutis. Der auf der Contractionsfähigkeit dieser Elemente beruhende **Farbenwechsel** der Thiere steht entweder mit psychischen Verhältnissen, d. h. mit Uebel- oder Wohlbefinden, oder auch mit dem Witterungswechsel und sonstigen äusseren Umständen, wie z. B. mit der Brunst in Zusammenhang. Letzteres gilt auch für das graue bis himmelblaue Hochzeitskleid von Rana temporaria (B. Haller). Dass auch die Anpassung an die Unterlage (in schützendem Sinn) eine grosse Rolle spielt, beweisen vor allem die Laubfrösche (blattgrün), sowie die an eine Granitunterlage sich anpassenden Engadiner Wiesenfrösche. Während nämlich bei Hyla eine acute Verfärbung zu beachten ist, hat sich bei letzteren die Farbe im Lauf der Zeit fixirt (Wiedersheim). Immer steht der Farbenwechsel unter dem directen Einfluss des Nervensystems, ja die letzten Ausläufer der Nerven lassen sich bis in die Chromatophoren hinein verfolgen.

Die Lederhaut ist nicht überall glatt gegen die Epidermis abgesetzt, sondern da und dort in feinen zu Netzen sich verbindenden Leisten gegen dieselbe vorgezogen. In die zwischen den Leisten liegenden Furchen greifen fransenartige Fortsätze der Epidermiszellen ein, ganz wie man dies auch bei Fischen beobachtet. Bei manchen Amphibien (Anuren) finden sich förmliche Papillen mit oder ohne Tastkörperchen, welche jenen Leisten des Coriums aufsitzen, wie in der oben genannten Daumendrüse. Im Bindegewebe des Coriums kommen auch Ablagerungen von **Kalk** vor, so z. B. auf dem Rücken und der Dorsalfläche der Extremitäten von älteren Exemplaren unserer Bufo vulgaris. — Bei Ceratophrys dorsata entwickelt sich ein eigentlicher, in Kreuzform angeordneter **Knochen** in der Haut des Rückens und wieder bei andern Anuren ossificirt die Lederhaut des Schädels in grösserer oder geringerer Ausdehnung. Dies sind Erinnerungen an eine bei fossilen Amphibienformen weit verbreitete Erscheinung (vergl. das Hautskelet).

Die Lederhaut besteht aus den bekannten wagrechten und senk-

rechten Bindegewebszügen, in welch' letzteren Gefässe und Nerven gegen die Epidermis hinaufsteigen (vergl. Fig. 18). Die Existenz von glatten Muskeln verleiht der Amphibienhaut eine gewisse Contractionsfähigkeit, so dass sie bald glatt, bald höckerig erscheint („Gänsehaut", Leydig). Gegen das Unterhautbindegewebe einer-, sowie gegen die Epidermis andrerseits ist das Corium von einer lockeren, Lymphräume einschliessenden Faserschicht begrenzt.

Die Amphibienhaut ist überaus drüsenreich. Man kann je nach ihrer Form schlauchförmige und rundliche **Drüsen** unterscheiden. Letztere sind weitaus zahlreicher und lassen sich nach ihrer Grösse in drei Categorieen bringen. Die kleineren unter ihnen sind die zahlreichsten und fast über die ganze Körperfläche, ja bei Anuren sogar über die Nickhaut, das Trommelfell und die Schwimmhäute verbreitet. Häufig stehen sie kreisförmig um eine oder zwei grössere Drüsen herum. Letztere finden sich vorzüglich am Kopf, Nacken und an den Flanken, so zwar, dass sie in ihrer Anordnung vollständig den in einem späteren Capitel abzuhandelnden Hautsinnesorganen entsprechen. Gleichwohl lässt sich zwischen beiden weder ein genetischer, noch ein physiologischer Connex nachweisen. Die grössten Drüsen finden sich im Nacken als sogenannte Parotiden (Salamandra und Bufo) angehäuft, doch kommen sie auch an den Vorder- und Hinterextremitäten von Bufo, Bombinator und Pelobates vor. (Fig. 18.)

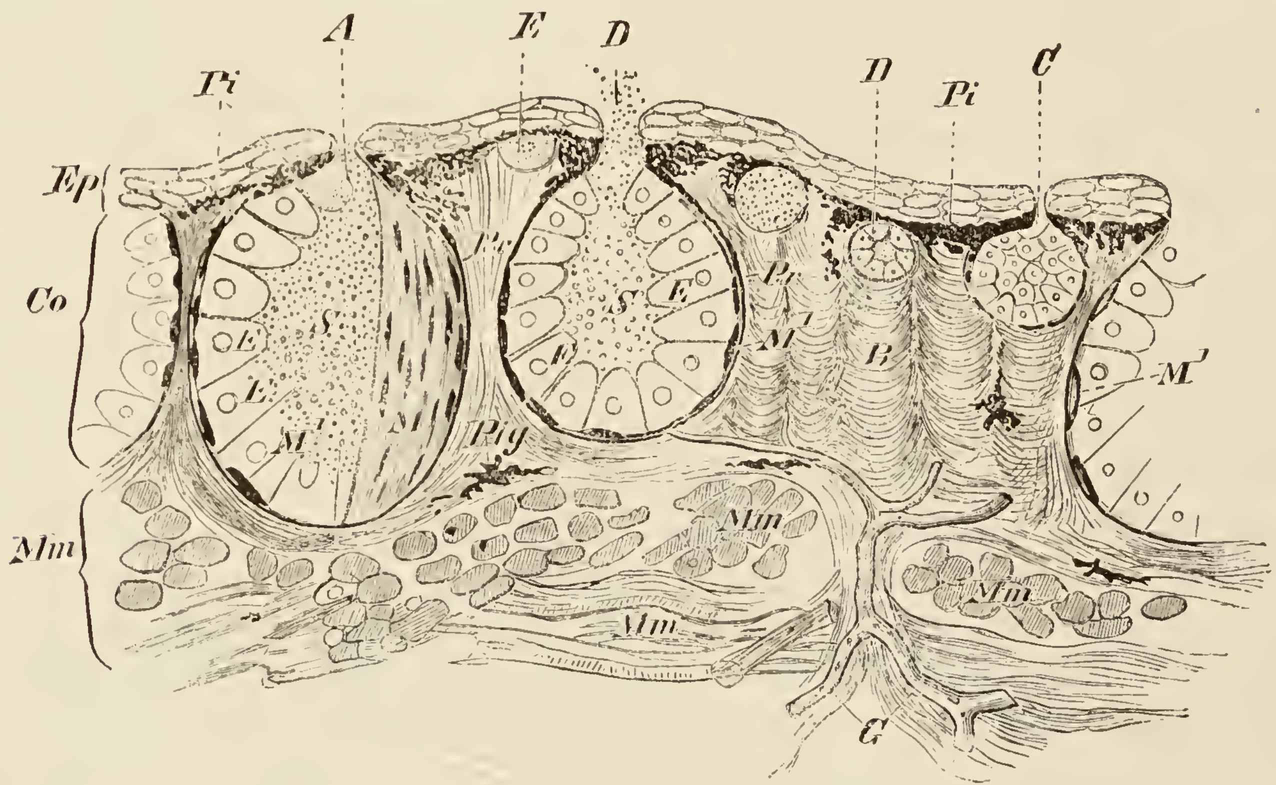


Fig. 18. Schnitt durch die Haut von Salamandra mac. (Erwachsenes Thier.) *Ep* Epidermis, *Co* Corium, in dessen bindegewebigem, von reichlichem Pigment (*Pi*) durchsetzten Stroma (*B*) die verschieden grossen Hautdrüsen (*A*, *C*, *D*, *D*, *E*) eingebettet liegen, M^1 die einwärts von der Propria (*Pr*) liegende Muskelschicht der Drüsen, *M* dieselbe von der Fläche gesehen, *E* Drüsenepithel, *S* Drüsensecret, *Mm* Subcutane Muskelschicht, durch welche Gefässe (*G*) gegen das Corium aufsteigen.

Stets sind sie von ringförmigen Fasern des Coriums, sowie von Pigment, Blutgefässen und Nerven umsponnen. Auch die Waben auf dem Rücken von Pipa dorsigera sind als vergrösserte Hautdrüsen aufzufassen und ich werde bei Besprechung der Fortpflanzungsorgane noch einmal darauf zurückkommen.

Die schlauchförmigen Drüsen, welche wir uns aus den kugelförmigen

hervorgegangen zu denken haben, finden sich an der Hand- und Fussfläche von Anuren und Urodelen, und dahin gehört auch die Daumendrüse der Anuren, in viel stärkerer Entwicklung jedoch am Kopf zahlreicher, meistens den wärmeren Zonen angehöriger Salamandrinen, wie z. B. bei Chioglossa lusitanica, den verschiedenen Spelerpesarten und bei Batrachoseps attenuatus. (Fig. 19.)

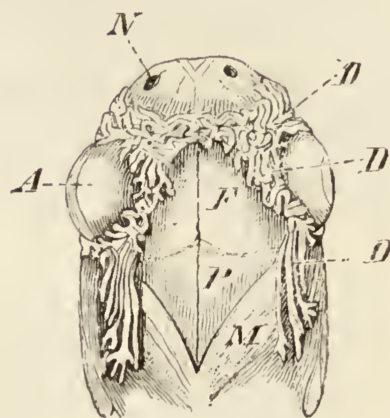


Fig 19. Kopfdrüsen von Chioglossa lusitanica nach Entfernung der Haut. *D*, *D* Drüsenschläuche, *M* M. temporalis, *A* Auge, *N* äussere Nasenöffnungen. *P. F* Os parietale u. frontale.

Sie liegen hier meistens auf der Dorsalfläche des Schädels, doch begegnet man ihnen auch auf der Ventralseite, ja in manchen Fällen kann fast der ganze Kopf von den Schläuchen umwickelt sein, so dass er wie in einer Drüsenklappe steckt (Wiedersheim). Auch die bei den Geschlechtsorganen genauer zu berücksichtigenden Kloakendrüsen, an welchen man eine pars pelvis und eine pars prostatica unterscheiden kann, gehören hierher. Alle diese schlauchförmigen Drüsen, sowie die oben geschilderten kugeligen oder sackförmigen stehen unter dem Einfluss von glatten Muskelelementen, welche die Drüse in querer oder senkrechter Anordnung rings umgeben.

Das Sekret der meisten oder vielleicht aller dieser Hautdrüsen ist von milchweisser Farbe, von zäher, klebriger Consistenz und besitzt stark ätzende, ja sogar, wie Versuche an Vögeln, Reptilien, sowie an kleineren und grösseren Säugethieren gezeigt haben, sehr giftige Eigenschaften. Subcutane Injectionen von Tritonengift tödten Hunde in 3—8 Stunden, ein Meerschweinchen nach 9 Stunden. Während wir es in diesem Falle mit einem eigentlichen Herzgift zu schaffen haben, gehört das Salamandergift zu denjenigen Giften, die Convulsionen hervorrufen, d. h. eine ausgesprochene Wirkung auf die Nervencentra, besonders auf das Rückenmark haben. Das vergiftete Thier geht dabei unter epileptiformen Erscheinungen, Kaumuskelkrämpfen, Speichelfluss und Opisthotonus zu Grunde. Man erkennt daraus sofort die grosse Aehnlichkeit mit Strychnin. Während das Gift gegen die eigene Species wirkungslos ist, gehen naheverwandte Amphibienformen daran zu Grunde; so wirkt z. B. das Krötengift auf Frösche sehr energisch, ebenso auf Tritonen und umgekehrt. Abgesehen von diesen giftigen Eigenschaften des Hautsekretes, die uns in demselben eine Schutz- und Vertheidigungswaffe erkennen lassen, haben wir auch noch seinen öligen, fettigen Charakter in Betracht zu ziehen. Mittelst dieser Eigenschaft kann die Amphibienhaut vor Wasserverdunstung geschützt werden, ein in Anbetracht ihrer hohen respiratorischen Function nicht zu unterschätzender Punkt.

Vielleicht ist hier der passende Ort, um der sogenannten Haftorgane der Anurenlarven zu gedenken. Diese Organe, welche am 10. bis 11. Tag nach dem Beginn der Furchung auftreten und zur Zeit des Ausspressens der hinteren Extremitäten wieder verschwinden, sitzen am Kopfe auf warzenartigen Erhabenheiten. Sie bestehen aus langgestreckten, einzelligen Drüsen, welche stark pigmentirt sind und ihr klebriges Sekret in einen Hohlraum ergiessen, aus welchem dasselbe duch Flimmerhaare nach aussen befördert wird. Auch bei jungen Fischen, z. B. bei Hechten, kommen ähnliche Bildungen vor, mittelst deren sich die jungen Thiere

an Pflanzen anheften können. Dass der bei Lepidosteuslarven vorkommende Saugapparat unter denselben physiologischen Gesichtspunkt fällt, ist wohl nicht zu bezweifeln.

Dass sich die Haut der Gymnophionengattungen Epicrium und Coecilia durch den Besitz von Schuppen characterisirt, ist ausdrücklich hervorzuheben und ich werde darauf bei der Schilderung des Hautskelets noch einmal zurückkommen. Hier habe ich nur noch zu erwähnen, dass die äusseren Bedeckungen der Schleichenlurche in ihrem übrigen Bau von demjenigen der andern Amphibien principiell nicht abweichen. Mit kolben- oder flaschenförmigen Drüsen sind sie reichlicher ausgestattet, als bei irgend einem geschwänzten oder ungeschwänzten Batrachier; es gilt dies namentlich für die Kopfgegend. (Fig. 19.)

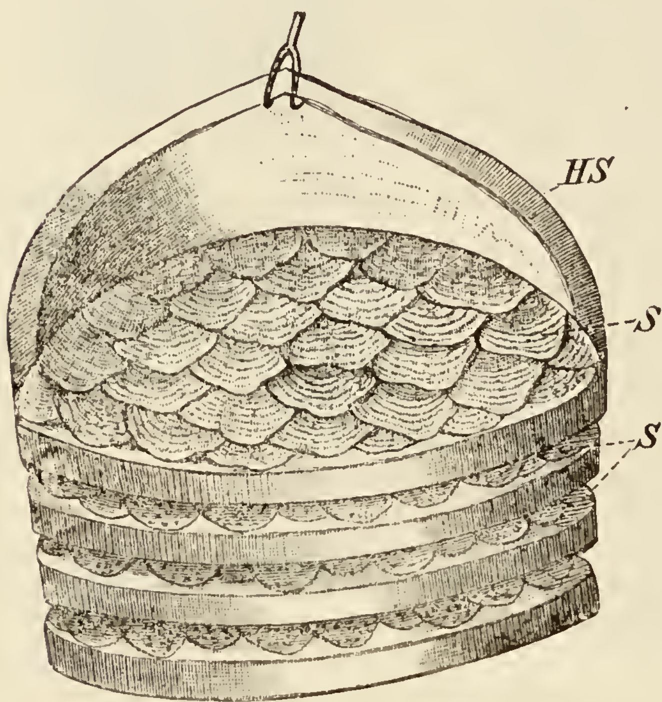


Fig. 20. Hautschuppen und Hautschienen von Epicrium. *HS* Hautschiene, emporgehoben, *S* Schuppen.

Bei Coecilia und viel stärker bei Epicrium zeigt sich die Haut zu dachziegelartig sich deckenden, halbringförmigen Lamellen (Hautschienen) erhoben, die zu der Locomotion des Thieres in wichtiger Beziehung stehen. Sie correspondiren genau mit der Wirbelzahl und Aehnliches gilt auch für gewisse Amphisbänen (Greeff, Smalian).

Reptilien.

Fanden wir in dem grossen Drüsenreichthum das characteristische Merkmal der Amphibienhaut, so treffen wir bei den Reptilien gerade das Gegentheil. Ihre Haut ist nämlich ausserordentlich arm an Drüsen und wo solche vorkommen, wie z. B. bei den Sauriern, sind sie in ganz bestimmter Weise localisirt. So begegnen wir ihnen bei Hatteria in Form von zwei Analdrüsen, bei Lacertiliern dagegen auf der Ventralfläche des Oberschenkels und zwar in rein linearer, der Längsaxe des Femur folgender Anordnung.

Diese sogenannten „Schenkeldrüsen“ sind theils von beerigem, theils von schlauchförmigem Habitus und gehören zu den Talgdrüsen. Während der Fortpflanzung zeigen sie eine besonders starke Entwicklung und das gelbe Secret erstarrt, nachdem es an die Oberfläche getreten, zu einer harten Papille oder Warze, die sich bei genauer Untersuchung als aus einer Menge von Zellen componirt erweist. Das Secret ist somit als ein abgeändertes Stück Epidermis aufzufassen (Leydig). Diese aus den Drüsenöffnungen hervorragenden Schenkelwarzen scheinen beim Copulationsact als Halt- und Haftapparate eine Rolle zu spielen.

Ob die bei Schildkröten an der Bauchseite des Rumpfes frei gegen die Haut heraus sich öffnenden blasen- oder schlauchförmigen Drüsen hierher gehören oder nicht, muss die Entwicklungsgeschichte lehren. Für jetzt lässt sich nur so viel sagen, dass sie entweder in paariger oder unpaariger Anordnung jederseits in der Bauchhöhle liegen, jedoch ausserhalb des Bauchfells und der Fascia endoabdominalis. Die Ausmündungs-

stellen liegen stets in der Nähe des Befestigungspunktes von Bauch- und Rückenschild. Der Zweck dieser Drüsen, welche beiden Geschlechtern zukommen und welche durch ein sehr penetrant riechendes Secret sich auszeichnen, ist gänzlich unbekannt.

Schliesslich seien noch die Integumentaldrüsen an der Cloakenöffnung der Amphisbänen erwähnt, welche in der systematischen Zoologie unter dem Namen der „Praeanal-Poren“ figuriren.

Haben wir somit in der spärlichen Ausstattung mit Drüsen einen negativen Character der Reptilienhaut kennen gelernt, so tritt uns in anderer Beziehung eine positive Eigenthümlichkeit derselben entgegen, wodurch sie sich von den meisten Amphibien ebenso bedeutend entfernen, als sie sich andrerseits den Vögeln und Säugern nähern. Ich meine den Besitz von **Schuppen** und überhaupt von reich ausgebildeten **Epidermisgebilden.** Die erste Anlage der Schuppen, der Federn und der Haare beruht, wie oben schon erwähnt, auf einer Wucherung der Epidermiszellen und speciell derjenigen der Malpighi'schen Schicht, unter gleichzeitiger Betheiligung des Coriums. Alle drei sind also homologe Gebilde und wenn auch zwischen ihnen immerhin gewisse Unterschiede bestehen, so sind sie doch nur von untergeordneter Bedeutung. (Vergl. die Feder- und Haarentwicklung.)

Die Schuppen der Schlangen zeigen nach den verschiedenen Arten auf ihrer freien Fläche die mannigfachsten, den äussersten Epidermislagen angehörigen Skulpturen und häufig auch einen sogenannten Kiel, wie z. B. bei der Ringelnatter, oder noch viel stärker ausgesprochen bei den Vipern. Er verliert sich allmählig am Uebergang der Seitenschuppen in die Bauchschuppen, ebenso fehlt er auch am Rücken des Schwanzes (Leydig).

Die einfachsten Schuppenbildungen finden sich bei Ascalaboten und Chamaeleonten.

Wie überall, so unterscheidet man auch in der Epidermis der Reptilien ein Stratum corneum und ein Stratum mucosum. Ersteres kann in seinen äusseren Schichten pneumatisch d. h. lufthaltig sein; eine wahre Cuticula existirt hier so wenig als bei Amphibien, Vögeln und Säugethieren, denn stets lässt sich die äusserste Epidermisschicht in stark abgeplattete, verhornte, polygonale Zellen auflösen. Das Stratum corneum wird bei der Häutung abgestossen, denn eine solche existirt bei den Reptilien nicht minder als bei den Amphibien („Natterhemd“). Wenn nun aber auch keine eigentliche Cuticula nachzuweisen ist, so finden sich doch da und dort Cuticularbildungen mannigfachster Art auf der Oberfläche der Epidermis, wie z. B. haarartige Bildungen bei den Geckotiden, bei Draco, Anolius u. A. Man begegnet ihnen bei den Geckotiden an der Bauch-, Rücken- und Kiefergegend, sowie an der ventralen Schwanzseite. Dabei können sie entweder auf der Fläche oder auf der Kante der Schuppe stehen und auf letztere kommen 1—20 und mehr solcher Haare. Ihre durchschnittliche Länge beträgt 20 Mikrom. In ausserordentlicher Zahl und Grösse (120 Mikrom.) finden sie sich auf der Unterseite der Haftlappen, wo sie zu 10 und 20 büschelartig angeordnet sind. Sie unterstützen die bekannte Funktion der Haftlappen in mechanischer Weise und dasselbe gilt auch für die an der Unterfläche des Schwanzes vorkommenden Haare.

Die an andern Körpergegenden auftretenden, haarförmigen Cuticular-

bildungen sind als Theile von Sinnesorganen aufzufassen und werden uns in einem späteren Capitel wieder beschäftigen.

Alle diese Cuticularbildungen, die sich in vorübergehender Weise auch in gewissen Embryonalstadien der Schlangen (Natter) finden, entstehen kurz vor der Häutung als Ausscheidungen auf grossen, protoplasmatischen Cylinderzellen, welche nach aussen vom Stratum Malpighii liegen. Stets sieht man auf Durchschnitten unter den alten Cuticularborsten schon die zweite (Ersatz-)Lage nachwachsen und diese steht dadurch, dass sie eine Trennung der Epidermisschichten bewirkt, in engster Beziehung zum Häutungsprocess, d. h. sie leitet ihn auf mechanische Weise ein (Cartier, Braun). Aehnliches ist auch beim Flusskrebs nachzuweisen.

Die bei Amphibien (Onychodactylus) nur in rudimentärer Weise vorkommenden Krallenbildungen finden sich bei Reptilien fast durchweg stattlich entwickelt und deuten auch so auf die gänzlich verschiedenen Lebensbedingungen hin, welchen diese Thiergruppe unterworfen ist.

Zu den Epidermisbildungen gehört auch das Schildpatt der Schildkröten, die Klapper der Klapperschlange und die Stacheln und Höcker von Phrynosoma, Moloch horridus und vieler anderer Saurier.

Eine Bildung ganz eigener Art ist das „Schnauzenhorn“ der Sandviper, ein mit venösen Blutsinusen, glatten Muskelfasern, arteriellen Gefässknäueln, zahlreichen Nerven und Sinnesbechern ausgestattetes Organ. Dasselbe gehört also zu den erectilen Fleischtrotteln am Kopfe hühnerartiger Vögel und zum Schwellkörper im Penis der Eidechsen (Leydig).

Das von Nerven und Blutgefässen reichlich durchzogene Bindegewebe besitzt die uns von den Fischen und Amphibien her schon bekannten doppelten Faserrichtungen; ebenso existiren jene zwischen Corium und Musculatur liegenden Lymphräume, die da und dort, ja vielleicht immer, von einem deutlichen Endothel ausgekleidet sind. Jene regelmässige Schichtung des Coriums in wagrechte und senkrechte Lamellen ist bei den Schildkröten häufig verwischt, auch ist hier das Corium weit dicker, als bei andern Reptilien, und bei erwachsenen Thieren tritt der Hautknochenpanzer an seine Stelle (vergl. Hautskelet). Ebenso existiren Knochentäfelchen überall verbreitet in der Lederhaut der Scincoiden und in der Kopfhaut der Lacertilier. Auch die Haut von Ascalaboten ist, wie das Mikroskop lehrt, förmlich belegt mit rundlichen, rhombischen oder eckigen Kalkschuppen, in deren Centrum sich Knochenkörperchen finden (Leydig). Pigment findet sich und zwar entweder in kugeligen schwarzen Massen oder in Form zierlicher verästelter Pigmentzellen in den obersten Lagen des Coriums und zwar in der Umgebung der Blutgefässe, weniger häufig in den Zellen der Epidermis (Chelonier).

Die Haut der Reptilien unterliegt ebenso gut einem Farbenwechsel, wie diejenige der Fische und Amphibien. Beim Chamäleon ist derselbe bekanntlich sprüchwörtlich geworden, doch kann man ihn auch bei Schlangen und namentlich auch bei Geckotiden wie z. B. bei Phyllodactylus europaeus, sowie bei Lacerta leicht constatiren und zugleich seinen innigen Zusammenhang mit psychischen Affectionen nachweisen.

In der Regel nimmt man an, dass ein derartiger Farbenwechsel der Haut mit der Classe der Reptilien sein Ende erreiche und sich also auf höhere Typen nicht fortsetze. Dies scheint jedoch nicht richtig, denn auch bei Vögeln sind Verfärbungen der Federn (Martin) und bei Säugethieren solche des Pelzes (z. B. bei Katzen) sicher beobachtet, und dahin gehört auch das plötzliche Ergrauen der Haupthaare des Menschen nach psychischen Alterationen. Dies berechtigt zu der Annahme, dass auch in diesen Horngebilden ein fortdauernder Stoffwechsel stattfinde (Leydig).

Vögel.

Die Vögel besitzen unter allen Wirbelthieren die dünnste Lederhaut; auch ist sie weniger stark vascularisirt, dagegen wie ich später zeigen werde, reich an Sinnesorganen (Tastkolben). In den tieferen Schichten liegt ein sehr entwickeltes Netz von glatten, mit Spuren von Querstreifung versehenen Muskelfasern, welche sich mit kleinen Sehnchen theils an das Corium, theils an die Federbälge ansetzen und so das Aufrichten, Sträuben der Federn zu Stande bringen.

Abgesehen von den Federpapillen, finden sich noch zahlreiche, freie Papillen, so z. B. an der Planta pedis und in der Umgebung des Auges.

Die Vogelhaut ist drüsenlos bis auf eine einzige, in der Nähe des Schwanzendes gelegene Stelle, wo die zum Einfetten des Gefieders dienende Bürzeldrüse (Gl. uropygii) ihren Sitz hat. Sie ist als eine modificirte Talgdrüse zu betrachten und steht unter dem Einfluss eines starken Constrictors.

Hautknochen fehlen spurlos, dagegen sind Epidermisgebilde reichlich vertreten (Schnabel- und Fussspornscheide, Haut der Zehen, Krallen und **Federn**).

Was die Entwicklung der Feder betrifft, so ist sie interessant genug, um etwas eingehender betrachtet zu werden. Ich lege dabei die schönen Arbeiten von Th. Studer zu Grunde und im Anschluss daran sind auch die Figuren 19 gezeichnet.

An der betreffenden Bildungsstätte baucht sich das Cutisgewebe (Fig. 21 **A**, *Cu*) gegen das Ektoderm (Sc^1, SM^1) hinaus und erzeugt so eine Papille (*Pap*). Während diese zu einem lang gestreckten, am freien Ende zugespitzten Kegel, dem sogenannten Federkeim (Fig. 21 **B**, *FK*), auswächst, senkt sie sich zugleich mit ihrer Basis immer tiefer in das Cutisgewebe ein und wird so von einer Art von Tasche, dem Feder-Follikel (*F,F*) umgeben. Die Hornschicht, sowie das Malpighi'sche Lager der Epidermis (*Sc*, *SM*) setzen sich in den Grund des Follikels und von hier aus auf den Federkeim fort (Sc^1, SM^1). Das Innere ist nach wie vor von den Zellen des Coriums, wie von einer Pulpa-Masse erfüllt (*P*). Während nun der Federkeim immer mehr auswächst, beginnen die Zellen seiner Malpighi'schen Schicht stark zu wuchern und eine Anzahl radiär zur Centralaxe angeordneter und gegen die Pulpa vorspringender Falten zu bilden, welche von der äusseren Hornschicht unmittelbar begrenzt werden (Fig. 21 C, *Fal* (SM^1) und *HS* (Sc^1)). Diese Falten unterliegen hierauf einem Verhornungsprocess, lösen sich von den umgebenden Zellen los und verwandeln sich unter allmähliger Vertrocknung der centralen Pulpasubstanz, in ein Büschel von Hornstrahlen, welche aber fürs Erste immer noch von dem Mantel des Stratum corneum zu einem einheitlichen Organ zusammengehalten

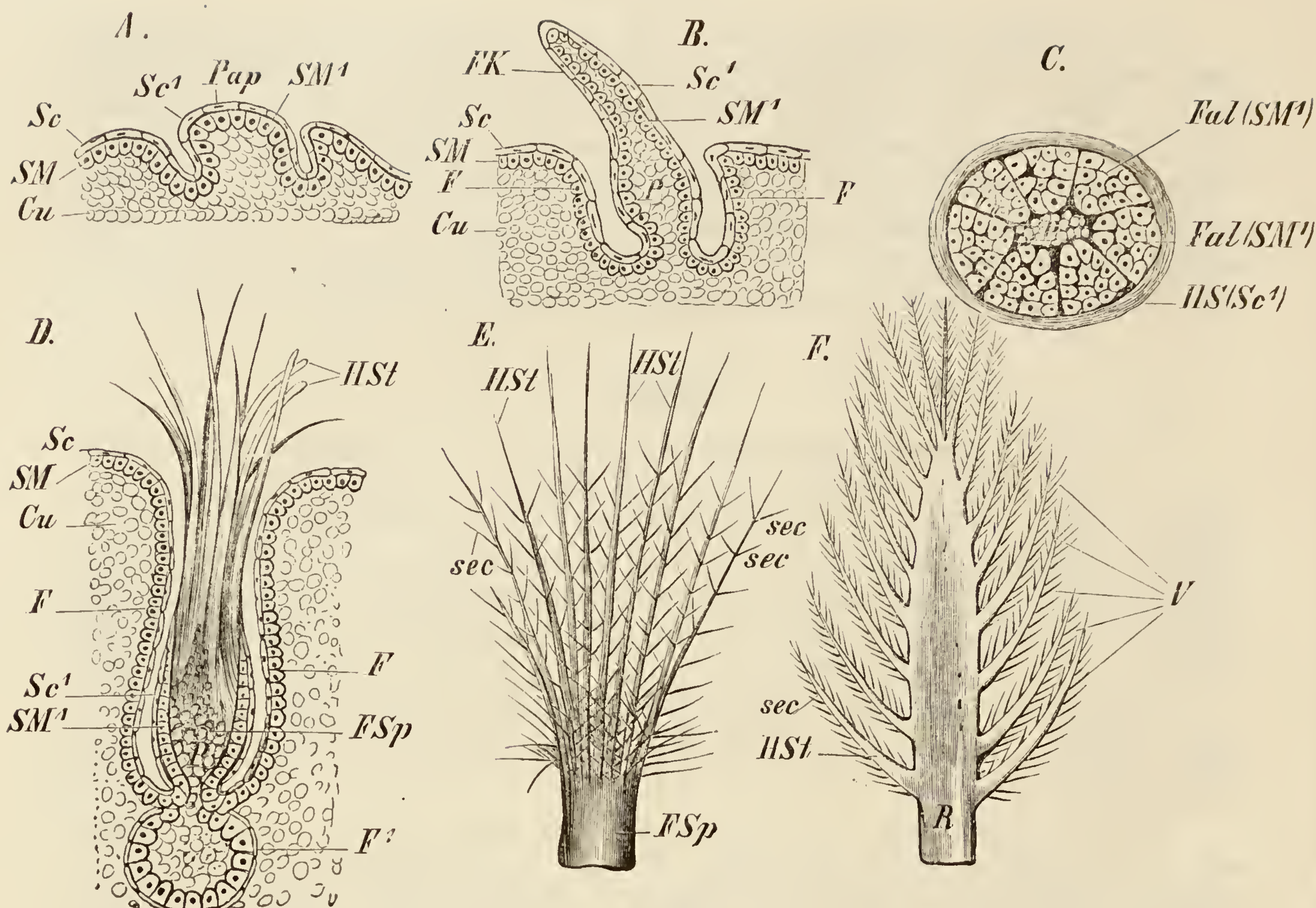


Fig. 21. Sechs Stadien der Feder-Entwickelung. Zum grössten Theil nach Th. Studer. *Cu* Cutisgewebe, *SM* Stratum Malpighii, *Sc* Stratum corneum, *SM*¹, *Sc*¹ dieselben Gewebe zur Federpapille *Pap* ausgestülpt, *FK* Federkeim, *F*, *F*¹ Federfollikel, *P* Pulpa-Masse, *Fal* (*SM*¹) Faltungen der Malpighi'schen Schicht im Innern des Federkeims, die aussen von der äusseren Hornschicht *HS* (*Sc*¹) umschlossen werden. Beide sind im Querschnitt sichtbar. *FSp* Federspule, welche nach oben in ein Büschel von Strahlen *HSt* auseinanderfährt. *sec*, *sec* die an diesen sitzenden secundären Strahlen *R* Rhachis, *V* Vexillum.

Bezüglich der genaueren Praecisirung der einzelnen Entwicklungs-Etappen *A—E* ist auf den Text zu verweissen.

werden. In diesem Entwicklungsstadium schlüpfen die meisten [1]) Vögel aus und erscheinen nun wie mit pinselartigen Haaren bedeckt, so dass phylogenetische Schlüsse auf die Beschaffenheit des ursprünglichen Federkleides sehr nahe liegen.

Nach Entfernung der umgebenden Hornschicht werden die Strahlen frei (Fig. 21 **D**, *HSt*) und indem alle ein gleichartiges Verhalten zeigen, ist Das gebildet, was man als Embryonal-Dune (Pluma) bezeichnet. Man hat sich aber dabei den Vorgang nicht so zu denken, als fasere sich die gesammte Masse des Federkeimes auf, sondern dieser bleibt in seinem untersten, eingesenkten Abschnitt mehr einheitlich und stellt so die Federspule dar (**E**, *Sp*).

Die Embryonaldune (Fig. 21, **E**), an deren Einzelstrahlen (*HSt*) sich wieder kleinere, secundäre Strahlen (*sec*, *sec*) entwickeln, kann ihren Character als solche das ganze Leben bewahren, oder sie wird durch eine definitive Feder ersetzt. Im letzteren Falle bildet sich vom Grund des Follikels der Embryonaldune aus schon in früher Zeit

1) Eine Ausnahme machen die Fusshühner (Megapodier), insofern sie bereits mit dem definitiven Gefieder das Ei verlassen (Studer).

ein zweiter Follikel, der mit dem ersteren durch einen Zellstrang in Verbindung steht und im Uebrigen sich ganz ähnlich verhält (Fig. 21, **D**, F^1). Die in ihrem Innern sich entwickelnde Papille wächst rasch heran und schiebt die Spule der Embryonalfeder vor sich her bis diese schliesslich aus ihrer Tasche herausgehoben und abgestossen wird. Diese zweite Federgeneration ähnelt nun in ihrem Bau anfangs sehr der Embryonaldune, insofern sie ursprünglich auch aus ganz gleichartigen Strahlen besteht, welche wieder mit secundären Strahlen besetzt sind. Nach kurzer Zeit aber verdickt sich ein Strahl fortschreitend, nimmt die andern Strahlen in sich auf und wird zum Kiel, an dem man den basalen Abschnitt als Spule, den frei aus der Haut herausragenden als Schaft (Rhachis) bezeichnet, während jene Seitenstrahlen die Fahne (Vexillum) bilden (Fig. 21, **F**, *R*, *HSt*, *sec*). Jeder Seitenast der Rhachis, d. h. jedes Theilstück des Vexillums (*HSt*), bildet so im Verein mit seinen kleinen Strahlen (*sec*), die einen secundären Federbart darstellen, eine Wiederholung der ganzen Feder. So entstehen die Contourfedern (Pennae), wie sie sich z. B. an den Flügeln und am Schwanze finden. Hier wie dort schliessen die Einzeltheilchen des Vexillum, oder Federbartes, sehr innig unter einander zusammen, so dass beim Fluge ein ausserordentlich starkes luftdichtes Gefüge zu Stande kommt.

Die in der Basis jeder Federspule steckende Papille scheidet an ihrer Oberfläche periodisch dütenartig ineinandersteckende Membranen aus und diese bezeichnet man als Federseele. Der allen Vögeln zukommende, periodisch immer wiederkehrende Federwechsel, die sog. Mauserung, ist als ein von den Amphibien und Reptilien her vererbter, dem Häutungsprozess entsprechender Vorgang zu betrachten. Die Epidermis ist dabei so wenig als bei Säugern in toto jenem Prozess unterworfen, sondern es kommt im nachembryonalen Leben und unter normalen Verhältnissen nur zu einer Abstossung, Abschilferung von Epidermiszellen.

Bei weitaus der Mehrzahl der Vögel sind die Federn in bestimmten „Fluren“ im Körper angeordnet und zerfallen also, wie wir gesehen haben, in Contour- und Dunenfedern. Von diesem Verhalten machen gewisse Ratiten, wie der Apteryx und Dromaeus und ebenso die Pinguine insofern eine Ausnahme, als ihr, abgesehen von den Steuer- und Schmuckfedern nur aus Dunen bestehendes Federkleid ohne Flurenbildung gleichmässig über den ganzen Körper angeordnet ist. Wir haben hierin somit einen embryonalen Charakter zu erkennen und müssen die für das Fluggeschäft äusserst ungünstige Befiederung dieser Vögel für phyletisch älter erklären. Immerhin aber ist im Hinblick auf fossile (tertiäre) Pinguine, welche einen ungleich längeren Humerus besassen, als die jetzt lebenden Arten, die Möglichkeit offen zu halten, dass jene Befiederung bei letzteren wenigstens ein secundärer Erwerb ist (Studer).

Wenn wir erwägen, dass die Federn mit Schaft und Fahne, neben Dunenfedern, schon in vollkommenster Ausbildung bei den Vögeln der Jurazeit, bei Archaeopteryx bestanden, so ist man berechtigt, ihre ersten Anfänge noch in viel weiter zurückliegenden Erdepochen zu suchen. Gleichwohl sind bis jetzt Federformen, die ein Uebergangsglied zwischen der Reptilschuppe und der ausgebildeten Vogelfeder repräsentiren, paläontologisch noch nicht nachgewiesen, dass sie aber einst bestanden haben müssen, weist, wie wir oben gesehen haben, die Ent-



Fig. 21 a. Archaeopteryx lithographicus. Nach Dames. Berliner Museum.

wicklungsgeschichte aufs Ueberzeugendste nach. Von den Zahnvögeln Amerikas, Englands und Böhmens sind bis jetzt nur bei Ichthyornis Spuren von Federn nachgewiesen, doch kann dieser fast negative Befund möglicherweise nur in der Natur des solche zarte Gebilde schlecht oder gar nicht conservirenden Gesteins seinen Grund haben.

Säuger.

Ein specifisches Merkmal der Säuger liegt in dem Besitz von **Haaren**, und so soll gleich mit der Schilderung ihrer Entwicklungsweise begonnen werden. Wie bei den Schuppen und Federn handelt es sich auch hier zunächst um eine Wucherung der Epidermiszellen, in specie des Stratum Malpighii, gegen das Corium hinab (Fig. 22 **A** u. **B**,

Sc, SM, C). Dadurch entsteht der Haarkeim. Die so entstandene Verdickung der Epidermis umgiebt sich, zapfenartig auswachsend, mit den Zellen der Cutis, wodurch sie, ganz wie wir dies bei der Feder constatiren konnten, in eine Art von Tasche, den sogenannten Haar-Follikel zu liegen kommt (Fig. 22 **C**, **D**, *F*). Weiterhin differenzirt sich das ursprünglich einheitliche Zellgefüge des Haarkeimes in eine periphere und eine centrale Zone (Fig. 22 **E**, **F**, *PZ, CZ*). Letztere besteht aus mehr gestreckten Zellen und wird später zum Haarschaft mit seiner Mark- und Rindenschicht, sowie zum Oberhäutchen (Cuticula) des Schaftes und zur sogenannten inneren Wurzelscheide; erstere wird zur äusseren Wurzelscheide (vergl. Fig. 23, welche das fertige Haar in allen seinen Einzeltheilen darstellt). Die Basis des den Grund des Follikels ausfüllenden Haarschaftes verbreitert sich kegelartig zum Haarknopf (Fig. 22, **E**, **F**, *HK*) und wird von der verhältnissmässig erst spät entstehenden, reich vascularisirten Haarpapille (Fig. 22, **E**, **F**, *P*, *P'*) von unten her eingedrückt (Fig. 23, *HP*). Bei *Dr* auf Fig. 22 entstehen durch einen Wucherungsprozess der Malpighi'schen Zellen die Haarbalgdrüsen. Der Durchbruch der Haare erfolgt in der Regel in schiefer Richtung zu der betreffenden Hautstelle.

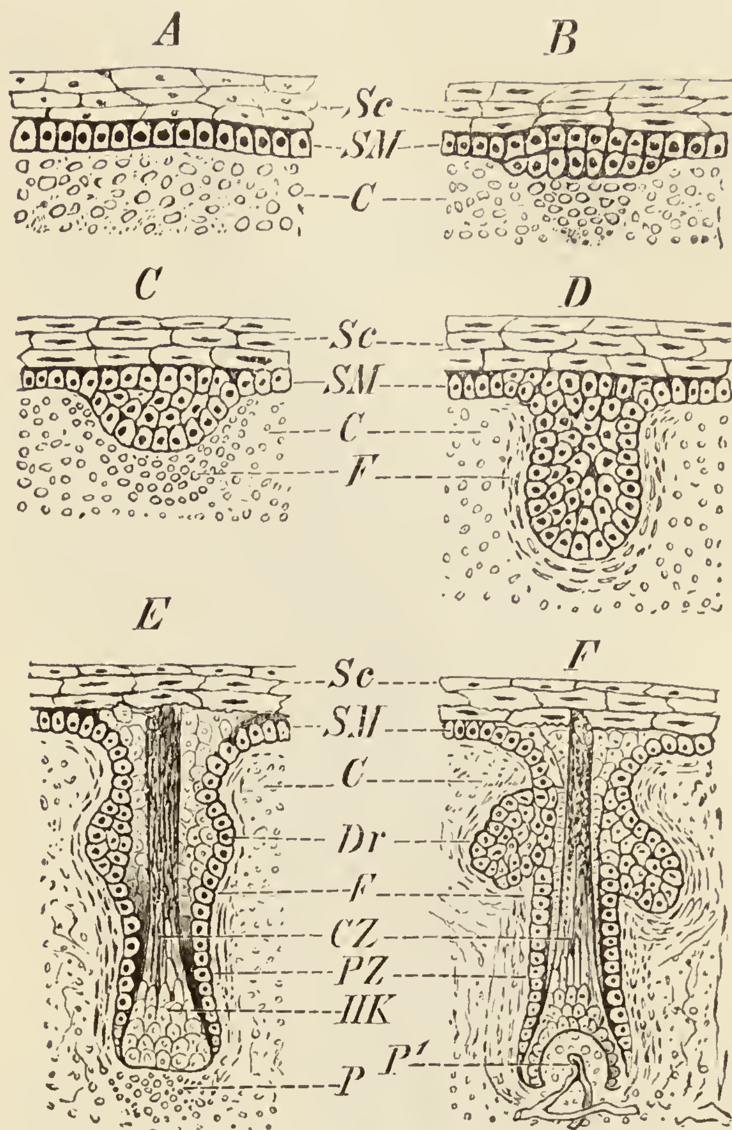


Fig. 22. Sechs Entwicklungsstadien des Haares. *Sc* Stratum corneum, *SM* Stratum Malpighii, *C* Cutis, *F* Follikel, *Dr* Haarbalgdrüse, *CZ* centrale —, *PZ* periphere Zone des Haarkeimes, *HK* Haarknopf, *P* Beginn der Bildung der Haarpapille, P^1 dieselbe in späteren Entwickelungsstadien, vascularisirt.

So kann man also einen Haarbalg oder einen Haar-Follikel (Fig. 23, *F*, F^1) und einen Haar-Schaft unterscheiden (Fig. 23, *Sch*). Letzterer ist stets spindelförmig und besteht aus drei Theilen, 1) dem Mark (*M*), 2) der Rinde (*R*) und 3) aus dem Oberhäutchen (*O*). Alle drei bauen sich aus Zellen auf, der wichtigste Theil aber ist stets das Mark, welches eine so verschiedene Entwicklung zeigt, dass darauf grösstentheils die Unterscheidung der Haare der einzelnen Thier-Species beruht. Die Farbe des Haares hängt von drei verschiedenen Momenten ab; einmal von der mehr oder weniger starken Anhäufung von Pigment in den Zellen der Rindenschicht, ferner vom Luftgehalt der Intercellular-Räume der Markschicht und endlich von der Oberflächenbeschaffenheit, ob rauh oder glatt.

Im späteren Leben, beim periodischen oder nicht periodischen Haarwechsel, bildet sich das neue Haar im Balg des alten und zwar nach Zugrundegehen der alten Papille, auf einer neuen, unter Vermittlung

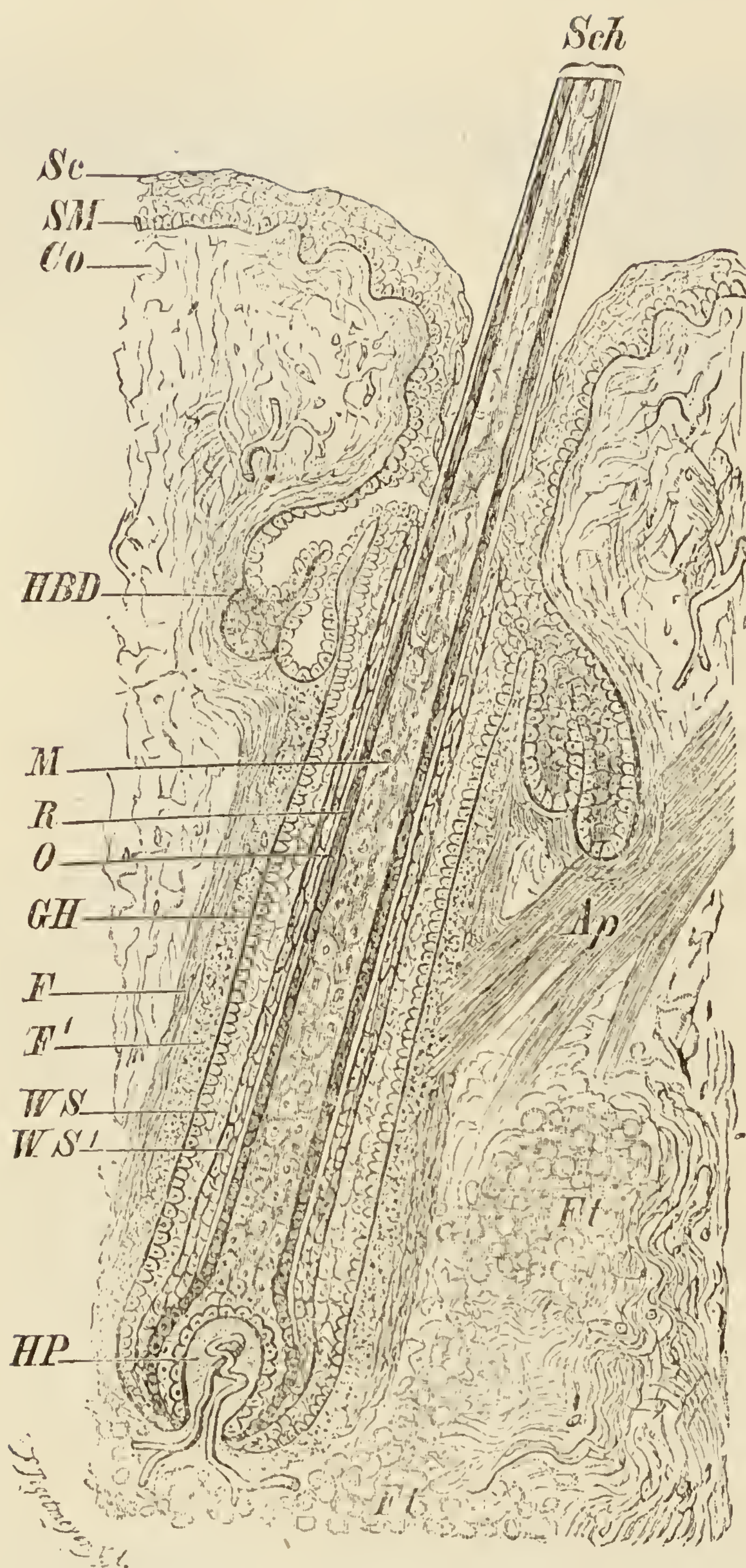


Fig. 23. Längsdurchschnitt durch ein Haar. Schematisch. *F* Aeussere Längs-, F^1 innere Querfaserschicht des Follikels, *Sch* Haarschaft, *M* Mark-, *R* Rindenschicht, *O* Oberhäutchen des Schaftes, *WS*, WS^1 Aeussere und innere Schicht der Wurzelscheide; letztere reicht nur bis zur Einmündung der Haarbalgdrüsen *HBD* nach oben und wird oberhalb derselben vom Stratum corneum der Epidermis fortgesetzt, *HP* Haarpapille mit Gefässen im Innern, *GH* Glashaut, welche zwischen der inneren und äusseren Haarscheide, d. h. zwischen der Wurzelscheide und dem Follikel liegt. *Ft*, *Ft* Fettgewebe im Corium *Co*, *Ap* Arrectores pili, *Sc* Stratum corneum —, *SM* Stratum Malpighii der Epidermis.

der Zellen der äusseren Haarscheide vom Grunde des Haarbalges aus. Die Entstehung neuer Haare nach dem Modus der embryonalen Bildung (primäre Haarbildung) ist nicht mit Sicherheit zu constatiren. Die Haare sind entweder cylindrisch oder plattgedrückt, schlicht oder kraus. Eine besondere Beachtung verdienen die durch quergestreifte Muskeln beherrschten Tastborsten, deren Bälge von venösen Bluträumen umgeben und die mit sehr starken Nerven versehen sind. Auch die gewöhnlichen Haare sind stets gut innervirt. Wie die Federn nach sog. Fluren, so sind auch die Haare an besonderen Körperstellen besonders reichlich nach „Haarströmen" angeordnet. Häufig, wie z. B. beim Menschen, trifft man in embryonaler Zeit ein reichlicheres Haarkleid (Lanugo), als im späteren Leben (Steisshaarwirbel, Ecker). Dieser Umstand lässt ebensogut wie die sog. „Haarmenschen" auf eine Zeit schliessen, in welcher sich der Mensch durch ein ungleich stattlicheres Haarkleid ausgezeichnet haben muss, als heutzutage[1]).

Die Haut ist an verschiedenen Körperstellen von sehr verschiedener Dicke, so ist z. B. beim Menschen die Rückenhaut im Allgemeinen stärker als die der Vorderseite, am dünnsten ist sie an den Augenlidern und im äusseren Gehörgang. Dabei sind die Stärkeverhältnisse des Stratum corneum und Stratum Malpighii an verschiedenen Körperstellen sehr verschiedene. Wo bei den Säugern Pigment vorkommt, findet es sich stets in den Zellen des Rete Malpighii. Beim Menschen tritt es besonders reichlich

---

1) Aïnos und Australneger sind vielleicht die normal am stärksten behaarten Menschen.

auf an den Genitalien, am After, der Brustwarze, und welche Rolle es bei dunkeln Menschenracen spielt, ist ja bekannt.

Man kann die obere Schicht des Coriums als Pars papillaris, die untere, welche mehr netzartig durchbrochen ist und welche ganz allmählich in das subcutane Bindegewebe sich verliert, als Pars reticularis bezeichnen. Die Papillen der Lederhaut, welchen sich die darüber wegziehende Epidermis in ihrer Schichtung genau adaptirt, zerfallen in gefässtragende, und zwar Lymph- und Blutcapillaren enthaltende sowie in Nervenpapillen, welch' letztere mit Tastkörperchen ausgestattet sind. (Fig. 24.)

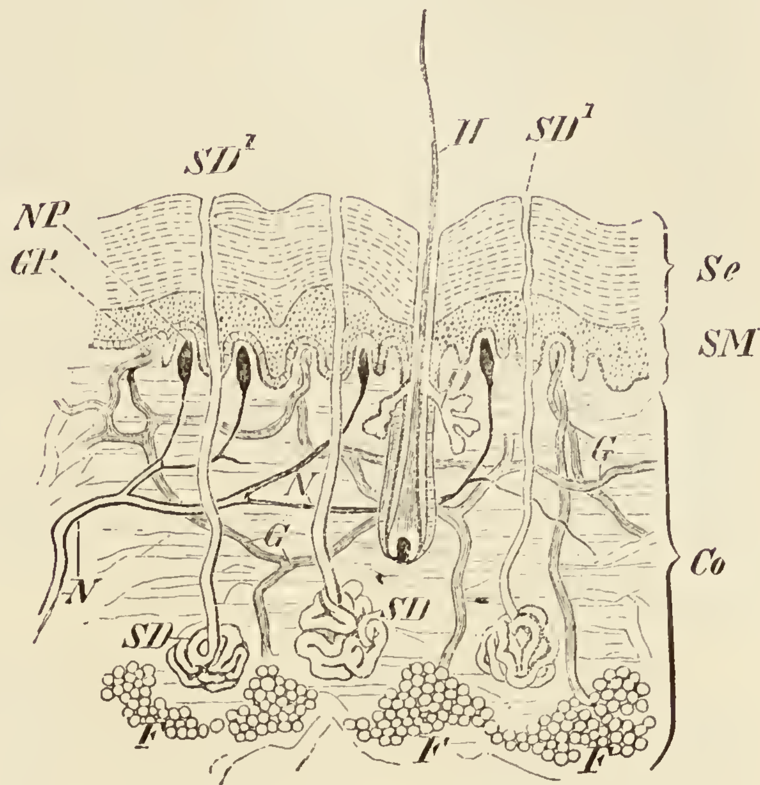


Fig 24. Schnitt durch die Haut des Menschen. *Sc* Stratum corneum, *SM* Stratum Malpighii, *Co* Corium, *FF* Subcutanes Fett, *NP* Nervenpapillen, *GP* Gefässpapillen, *N* u. *G* Im Corium verlaufende Nerven und Gefässe. *SD*, *SD* Schweissdrüsen mit ihren Ausführungsgängen *SD*¹ *SD*¹, *H* Haar mit Balgdrüsen *D*.

Diese Papillen sitzen entweder unregelmässig zerstreut oder in regelmässiger Anordnung, wie in der ventralen Hand- und Fussfläche. Ausnehmend stark entwickelt sind sie an den Sohlenballen der Carnivoren, des Kameels, ferner am Rüssel und der Schnauze anderer Säuger. Eine monströse Grösse erreichen sie in der kahlen Haut der Cetaceen. Im Unterhautbindegewebe, das die Anheftung an die unterliegenden Theile wie die Muskeln vermittelt, liegen mehr oder weniger reiche Fettmassen (Panniculus adiposus). Ausser einer grossen Menge elastischer Fasern finden sich im Corium zahlreiche glatte Muskeln wie z. B. in der Dartos, deren temporäre Schrumpfung durch sie bedingt wird. Ausserdem finden sie sich am Glied, in der Perinealgegend, sowie im Warzenhof und in der Brustwarze selbst, welche durch sie in eine Art von Erectionszustand versetzt und so zum Fassen für das Junge geschickt gemacht werden kann; endlich begegnen wir glatten Muskelelementen an allen behaarten Körperstellen, allwo sie sich als sog. Arrectores pili[1]) an den Haarbälgen unterhalb der Talgdrüsen ansetzen (vergl. Fig. 23). Das Sträuben der Haare, sowie die sog. Gänsehaut ist auf sie zurückzuführen. Eine ausnehmend starke Muskulatur findet sich in der Haut des Igels und des Stachelschweins.

Die **Hautdrüsen** der Säugethiere zerfallen in zwei Hauptgruppen, nämlich in Schweiss- und Talgdrüsen. Die ersteren, welche nur wenigen Säugethieren zu fehlen scheinen, sind von tubulösem Bau und finden sich mit Ausnahme der Glans penis und der concaven Fläche der Ohrmuschel über den ganzen Körper verbreitet. Am zahlreichsten

1) Die Arrectores pili wirken auch zugleich als Compressoren der Haarbalgdrüsen, wiewohl letztere ausserdem noch eine eigene Musculatur, die einwärts von der Propria liegt, besitzen (Bonnet).

und grössten trifft man sie beim Menschen an behaarten Körperstellen, wie z. B. in der Achselgrube, dann aber auch an der Hand- und Fussfläche. Stets unterscheidet man einen secernirenden, einen Knäuel bildenden Drüsenkanal und einen, immer etwas engeren, Ausführungsgang. Ersterer liegt im Corium und ist von reichlichen Capillarschlingen umsponnen, letzterer, welcher die Epidermis durchsetzt, ist spiralig gewunden. Ueberall stehen die Schweissdrüsen unter dem Einflusse glatter, in der Längsaxe der Drüse angeordneter, zwischen Propria und Epithel liegender Muskeln, und diese treffen wir auch bei den Ohrschmalzdrüsen, welche als modificirte Schweissdrüsen aufzufassen sind. In dieselbe Kategorie gehören auch die einen durchdringenden Bisamgeruch verbreitenden und wohl zur Geschlechtsfunktion in Beziehung stehenden Seitendrüsen der Spitzmäuse. — Die ovalen, kugeligen oder auch traubenförmigen Talgdrüsen, welche in das Corium eingebettet und gewöhnlich, wenn auch keineswegs immer, an die Haarbälge gebunden sind, resp. in sie einmünden, gehören alle in die Kategorie der acinösen Drüsen.

Man unterscheidet isolirte und aggregirte Haarbalgdrüsen. Isolirte acinöse Drüsen finden sich nur an völlig unbehaarten Stellen, wie im Flotzmaul des Rindes, in der innern Platte der Unterlippe des Menschen, in den Analbeuteln u. s. w. In die Categorie der Talgdrüsen gehören auch die Präputialdrüsen, welche jedoch nicht auf der Glans penis selbst, sondern nur auf dem inneren Blatt des Praeputiums sitzen. Zwischen sie eingestreut liegen auch tubulöse Schweissdrüsen, und indem das alkalisch reagirende Secret der letzteren das fettige Secret der ersteren einseift, nimmt die so entstehende Masse (Smegma) eine milchweisse Farbe an (Graff). Auch die an allen vier Füssen zwischen den zweiten Phalangen liegenden, theils acinösen, theils tubulösen Klauendrüsen des Schafes, sowie die Brunftfeige der Gemse, welche 4—6 Cm. von den äusseren Ohren entfernt in zwei seichten Vertiefungen der Nackenhaut gelegen ist und die zur Fortpflanzungszeit hypertrophirt und einen theer- oder bocksartigen Geruch entwickelt, sind als excessiv entwickelte Talgdrüsen zu betrachten. Endlich gehören noch dahin die Meibom'schen Drüsen der Augenlider, die Gesichtsdrüsen der Fledermäuse, die Violdrüse des Fuchses und Wolfes auf dem Schwanzrücken, die Inguinaldrüsen des Hasen und Kaninchens, die sog. Giftdrüse des männlichen Schnabelthieres etc. etc.

Die **Epidermisgebilde** spielen bei den Säugern eine sehr bedeutende Rolle, es kann aber des grossen, hier in Betracht kommenden Materiales wegen, unmöglich näher darauf eingegangen werden und ich muss mich darauf beschränken, kurz die Hauptformen aufzuzählen. Es gehören dahin die Hufe, Klauen, Nägel, Krallen, Hörner, Schwielen, die sehr verdickte Epidermis bei kahlen Cetaceen und haarlosen Dickhäutern, das Gesäss mancher Affen, der Schwanz des Bibers, der Ratte, von Didelphys, von Myrmecophaga, endlich Haare, Borsten, Stacheln (Igel, Stachelschwein). Weiter sind hierher zu rechnen die Barten der Wale, die bei Sirenen am harten Gaumen sich entwickelnden Hornplatten, sowie endlich das aus einer Menge haarartiger, unter einander verklebter Fasern bestehende Horn des Rhinoceros.

Was die Nägel betrifft, so mag hier noch kurz einer Arbeit von Zander und einer zweiten von Gegenbaur Erwähnung geschehen.

Während der erstere auf Grund embryologischer Untersuchungen nachweisen zu können glaubte, dass der menschliche Nagel aus einer endständigen Lagerung allmählich in eine rein dorsale übergehe, behauptet Gegenbaur, dass dies nur scheinbar der Fall sei und zwar bedingt durch die in der aufsteigenden Thierreihe immer fortschreitende Verkürzung, d. h. Rückbildung des Nagelsaumes oder Sohlenhornes (ein den Hufthieren entlehnter Name). Letzteres bleibt nämlich der Anlage des Nagels angeschlossen, während sich die Fingerbeere darunter vorschiebt und so zur Bildung eines Tastorgans führt. So handelt es sich also nicht sowohl um einen Orts- als um einen Formwechsel des Nagels. Nach Gegenbaur stellt also der eigentliche Nagel, bei aller Verschiedenheit des Details, stets ein rein dorsales Gebilde bei allen Amnioten dar, welches die letzte Phalange niemals terminal umschliesst. — Möglicherweise macht Testudo (die übrigen Chelonier nicht) hiervon eine Ausnahme.

Milchdrüsen. Die mit der Fortpflanzung in innigstem Connex stehenden Michdrüsen sind einzig und allein auf die Säugethiere beschränkt, welche ja davon ihren Namen haben. In phylogenetischer Beziehung noch nicht vollkommen klar, lässt sich bis jetzt nur das mit Bestimmtheit behaupten, dass sie als modificirte Hautdrüsen (Talgdrüsen) aufzufassen sind.

Für alle Zitzenformen gibt es einen Ausgangspunkt von einem Zustand völliger Indifferenz, und das ist die sogenannte Mammartasche von Echidna[1]) (Gegenbaur). Darunter versteht man eine vielleicht nur periodisch sich ausbildende, taschenförmige Einsenkung der Bauchhaut, in welcher das unreife Junge geborgen wird. Wie es aber dort, in Ermangelung einer eigentlichen Zitze, zum Genusse der Milch kommt, ist bis jetzt nicht bekannt.

Jene Mammartaschenanlage repetirt sich nun ontogenetisch bei jedem Säugethier bis zum Menschen hinauf der Art, dass die Epidermis gegen das Corium einwuchert und dann vom Grunde der Tasche aus cylindrische, mehr oder weniger sich verzweigende Fortsätze treibt. Nur letztere sind die eigentlichen Drüsen, während die Mammartasche nur die eingesunkene Hautoberfläche bedeutet und als solche alle Gebilde tragen kann, welche genetisch zur Haut gehören, wie z. B. Haare etc. (Perameles). Die Parallele mit der Mammartasche von Echidna liegt auf der Hand (Klaatsch).



Fig. 25. *A* Wahre- und *B* Pseudo-Zitze, nach Gegenbaur.

Nun sind bezüglich des Modus der Zitzenbildung zwei Möglichkeiten denkbar. Entweder erhebt sich der die Tasche begrenzende Cutiswall und bildet so eine, vom sogen. Strichcanal durchzogene Röhre, in deren

1) Ob der jeder Erhebung entbehrende Zustand von Ornithorhynchus der ursprünglichere, oder der secundär erworbene ist, steht noch dahin. Vielleicht bildet sich hier, ähnlich wie bei Echidna, nur periodisch (in der Brunstzeit) eine Tasche. Der Besitz von Milchdrüsen muss die Monotremen in noch merkwürdigerem Lichte erscheinen lassen, seit von Haacke und Caldwell ihre ovipare Natur zweifellos festgestellt worden ist.

Grund die eigentlichen Drüsencanäle einmünden, oder aber das Drüsenfeld erhebt sich zu einer Papille, während der Cutiswall zurücktritt. Im letzteren Fall, welcher auf die Beutler, auf die Halbaffen, Affen und den Menschen Anwendung findet, wäre somit die Zitze eine secundäre, im ersteren Fall dagegen, welcher die Carnivoren, Schweine, Pferde und Wiederkäuer betrifft, eine primäre Bildung (Gegenbaur). Letztere findet sich schon bei gewissen Beutlern (Phalangista vulpina) angebahnt und setzt sich von hier aus auf die Carnivoren fort (Gegenbaur).

Die Zahl der Zitzen entspricht im Allgemeinen der Zahl der gleichzeitig erzeugten Jungen. Häufig sind sie in zwei, nahezu parallelen, an der Bauch- und Brustgegend dahinziehenden Reihen angeordnet (Carnivoren, Schweine), oder sitzen sie in der Inguinalgegend, wie bei Ungulaten und Cetaceen, oder endlich sind sie auf die Brustgegend beschränkt, wie bei Elephanten, Sirenen, manchen Halbaffen, Chiropteren und Primaten. Ueber die Herkunft der geformten Bestandtheile der Milch sind die Acten noch nicht geschlossen. Rauber erklärt sie für in bestimmter Weise transformirte Leukocyten, welche in ungeheuren Massen die Wand der Drüsen-Acini durchsetzen sollen.

Bei den Männchen ist der Milchdrüsenapparat rückgebildet, doch gehört es zu den gewöhnlichsten Vorkommnissen, dass neugeborene und auch in der Pubertätszeit stehende Knaben wirkliche Milch, sogen. „Hexenmilch" produciren. Auch milchende Ziegen- und Schafböcke (letztere in castrirtem Zustande) sind mit Sicherheit constatirt. Sehr merkwürdig ist das Auftreten überzähliger Brüste und Brustwarzen bei Weibern und Männern (Polymastie und Polythelie). Sie finden sich vorzugsweise im Bereiche des Thorax [1]) und sind im Sinne eines Rückschlages in eine durch zahlreichere Brüste, sowie durch eine grössere, auf einmal producirte Zahl von Jungen, characterisirte Urform zu deuten. Ein solcher Rückgang der Polymastie auf die Bimastie vollzieht sich heute noch vor unseren Augen und zwar bei den Prosimien. Hier gehen nämlich die inguinalen und die abdominalen Zitzen durch Nichtgebrauch einer regressiven Metamorphose entgegen, während das Brustzitzenpaar florirt. Damit steht auch im Einklang, dass die meisten Halbaffen nur ein Paar Junge werfen, die sie an der Brust mit sich herumtragen. So vermögen sie sich am günstigsten, d. h. am freiesten (beim Klettern z. B.) zu bewegen, und diese Thatsachen erklären den Rückgang der übrigen Zitzen. Auch bei Thieren z. B. bei Hapalemur, kommen überzählige, an abnormen Körperstellen sitzende Milchdrüsen vor (Beddard).

B. Skelet.

I. Hautskelet.

Die Betrachtung des Hautskeletes (Exoskeletes) wird derjenigen des Innenskeletes passend vorangestellt, da wir in ihm eine phyle-

1) Nach statistischen Erhebungen von Leichtenstern war dies unter 105 Fällen 94 mal der Fall; 2 mal sassen sie an anderen Stellen der Brustgegend, 5 mal in der Achselhöhle, 2 mal auf dem Rücken und je 1 mal auf dem Acromion und der Aussenfläche des Oberschenkels An anderen Körperstellen, wie z. B. an den grossen Schamlippen, scheinen sie nur sehr ausnahmsweise vorzukommen.

tisch ältere Bildung zu erblicken haben als in letzterem. Dieser Satz wird nicht nur durch die später etwas genauer zu berücksichtigenden palaeontologischen Befunde, wie z. B. durch die Panzerfische des Devons, des Silurs, durch die stark gepanzerten Amphibien und Reptilien der Kohlen-, Trias- und Juraformation, sondern auch durch die Ontogenie bestätigt, insofern im werdenden Thierkörper Kalkablagerungen resp. Verknöcherungen im Corium oder Perichondrium lange vorher auftreten können, bevor es zur Bildung centraler, in den einzelnen Theilen des Knorpelskeletes platzgreifender Ossificationsherde kommt. Am besten illustrirt wird dieses durch das Verhalten der Fische und Amphibien. So ist, um nur ein Beispiel anzuführen, der junge Balistes schon mit einem fertigen Hautpanzerkleid ausgerüstet, wann am Primordialcranium kaum die erste Verknöcherung beginnt (Göldi).

Amphioxus und die Cyclostomen besitzen keine Spur eines Exoskeletes; zum ersten Mal begegnen wir ihm bei Selachiern und zwar in Form von kleinen **Zähnchen**, welche über die ganze Haut zerstreut liegen und in regelmässigen Längs- und Querreihen (alternirend) angeordnet sind. An jedem Zähnchen unterscheidet man eine Basalplatte und auf derselben einen in der Form sehr variirenden Stachel, der mit seinem freien Ende stets nach rückwärts gegen die Schwanzspitze zu gerichtet ist (Fig. 26, *b*). Es lässt sich nachweisen, dass sich am Aufbau eines jeden derartigen Gebildes, das man Placoidschuppe nennt, sowohl das äussere als das mittlere Keimblatt betheiligt. Letzteres formirt eine Papille, welche an ihrer äussersten Zelllage Dentin ausscheidet, erstere dagegen liefert — und zwar ebenfalls als Ausscheidungsprodukt von Seiten ihrer Zellen — die Schmelzmembran. Fügen wir noch bei, dass im Innern der Papille eine mit blutreicher Pulpa angefüllte Höhle existirt, von welcher aus feinste Röhrchen durch die Dentinsubstanz hindurchführen, so haben wir eine Zahnbildung beschrieben, welche mit derjenigen, wie wir sie für die Mundhöhle kennen, bis in's Einzelnste übereinstimmt (vergl. den Digestionsapparat). Die Basalplatte, mit welcher der eigentliche Zahn innig verschmolzen ist, entsteht aus verknöchertem Bindegewebe und dient als Verbindungsmittel mit dem Corium. An die Hautzähne der Selachier schliessen sich diejenigen der Siluroiden eng an, doch unterscheiden sie sich von ihnen dadurch, dass sie Knochenkörperchen besitzen und mit der Basalplatte gelenkig verbunden sind. Bei den Ganoiden, wo das

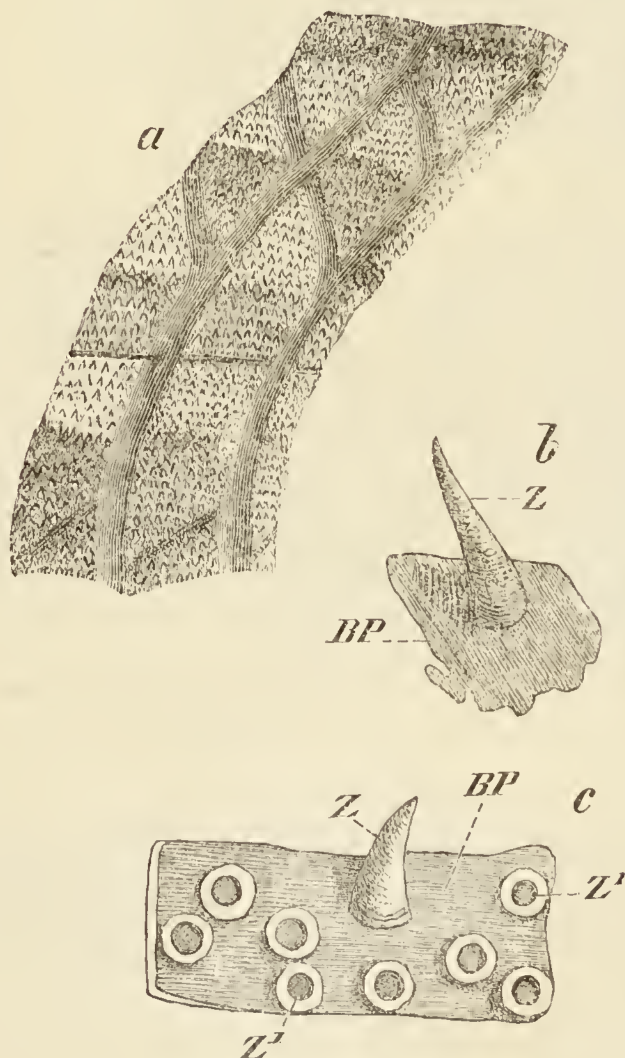


Fig. 26 (nach O. Hertwig). *a* Hautpanzer von Hypostoma Comm. *b* Zähnchen aus der Bauchhaut von Callichthys. *c* Flossenplättschen (Schwanzflosse) von Hypostoma. *Z* Hautzähne, welche bei Z^1 von ihrem Sockel abgebrochen sind. *BP* Basalplatte.

Hautskelet keine geringere Rolle spielt als bei den Welsen, entbehren die Hautzähnchen der Schmelzbekleidung, der Dentinröhrchen und der Pulpahöhle, kurz der Zahncharakter ist verwischt (Fig. 26, *a, b, c*).

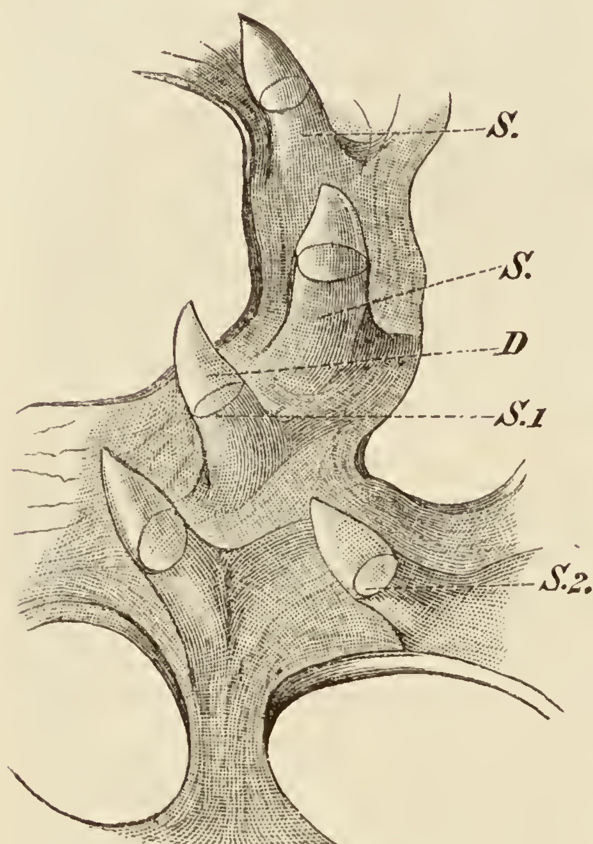


Fig. 27. Hautzähne von Protopterus. *D* Der eigentliche Zahn, *S*, *S* der Zahnsockel, dessen obere Oeffnung bei *S*¹, *S*² durch den transparenten Zahn (*S*) hindurch im optischen Querschnitt erscheint.

Dieses negative Verhalten charakterisirt sie als abgeänderte Bildungen und stellt sie in eine Categorie mit den Zähnchen, wie sie sich auf den Dipnoërschuppen finden. Letztere — und ich habe dabei in erster Linie Protopterus im Auge — sind vom Corium gänzlich umschlossen und liegen in sog. Schuppentaschen. Jede Schuppe besteht aus zwei Schichten, einer unteren und einer oberen. Jene ist bindegewebiger Natur, und zwar durchkreuzen sich die zahlreichen Faserschichten stets unter einem rechten Winkel, diese zeigt ein Netzwerk aus Kalksubstanz, mit welchem zahlreiche Zähne fest verschmolzen sind (Fig. 27.)

Jenes Netzwerk entspricht zahlreichen, bei Siluroiden und Ganoiden noch getrennten, hier aber zu schmalen Bändern zusammengeflossenen Basalplättchen, so dass sich also bei Dipnoërn bereits eine Weiterentwicklung documentirt (Wiedersheim). Noch weiter ist dieser Vorgang gediehen bei Ganoiden und Panzerwelsen, wo wir die Hautzähnchen resp. ihre Basalplatten an vielen Körperstellen zu grossen und starken Schildern confluiren und so jenen festen Knochencürass bilden sehen, wie wir ihn bei Polypterus, Lepidosteus, Hypostoma und Callichthys beobachten. Unter demselben Gesichtspunkt haben wir auch das starke Aussenskelet mancher Knochenfische, wie das von Ostracion, den Lophobranchiern, den Pediculati etc., sowie überhaupt alle Schuppenbildungen [1]) der Fische, mögen es Ganoid-, Ctenoid- oder Cycloidschuppen sein, aufzufassen. (Fig. 28, 29.)

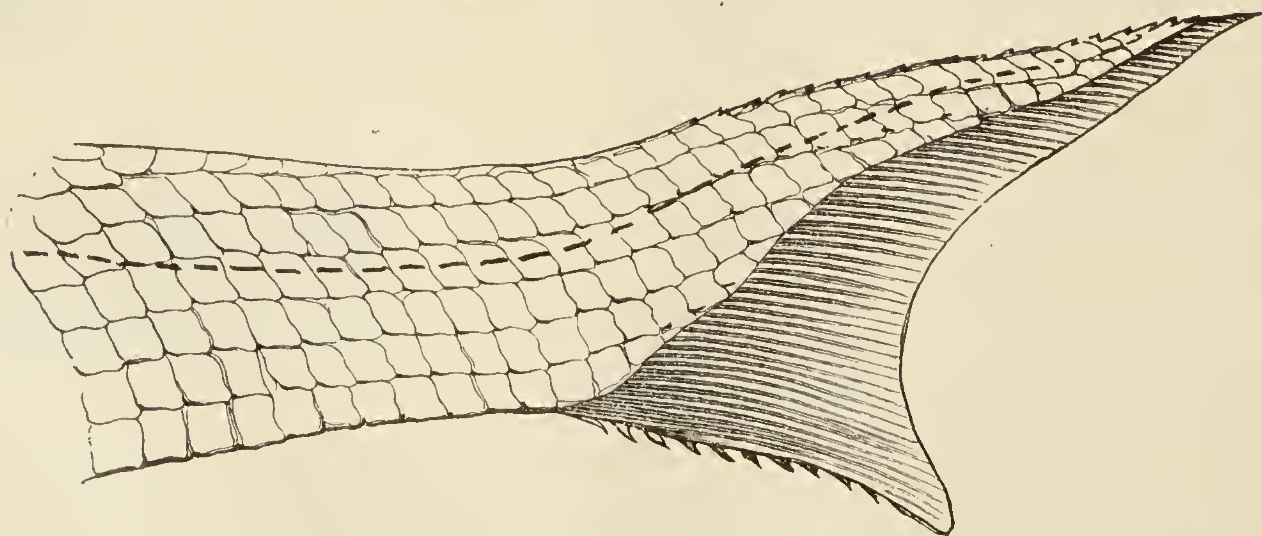


Fig. 28. Schwanztheil von Acrolepis Sedwicki, Ag.

1) Den Ausgangspunkt bilden also stets die bei Selachiern vorkommenden Placoidschuppen. Ganoidschuppen mit glatter,

Nicht allein jene Tafeln, Schilder, Platten und Schuppen, sondern auch die Belegknochen des primären Schultergürtels und des Primordialcraniums sind auf einen gemeinsamen Ursprung zurückzuführen. Alle sind phylogenetisch aus der Verschmelzung gleichartiger kleinster Knochenplättchen, die je ein Zähnchen tragen, hervergegangen zu denken (O. Hertwig.) Unter einen andern Gesichtspunkt fallen die Plättchen des secundären Flossenskelets, welche man hie und da mit Zähnchen und Stacheln bewaffnet findet (Siluroiden und Acipenseriden). Sie sind als ursprüngliche und nicht als aus einer Concrescenz von Hautzähnchen hervorgegangene Bildungen zu betrachten (O. Hertwig).

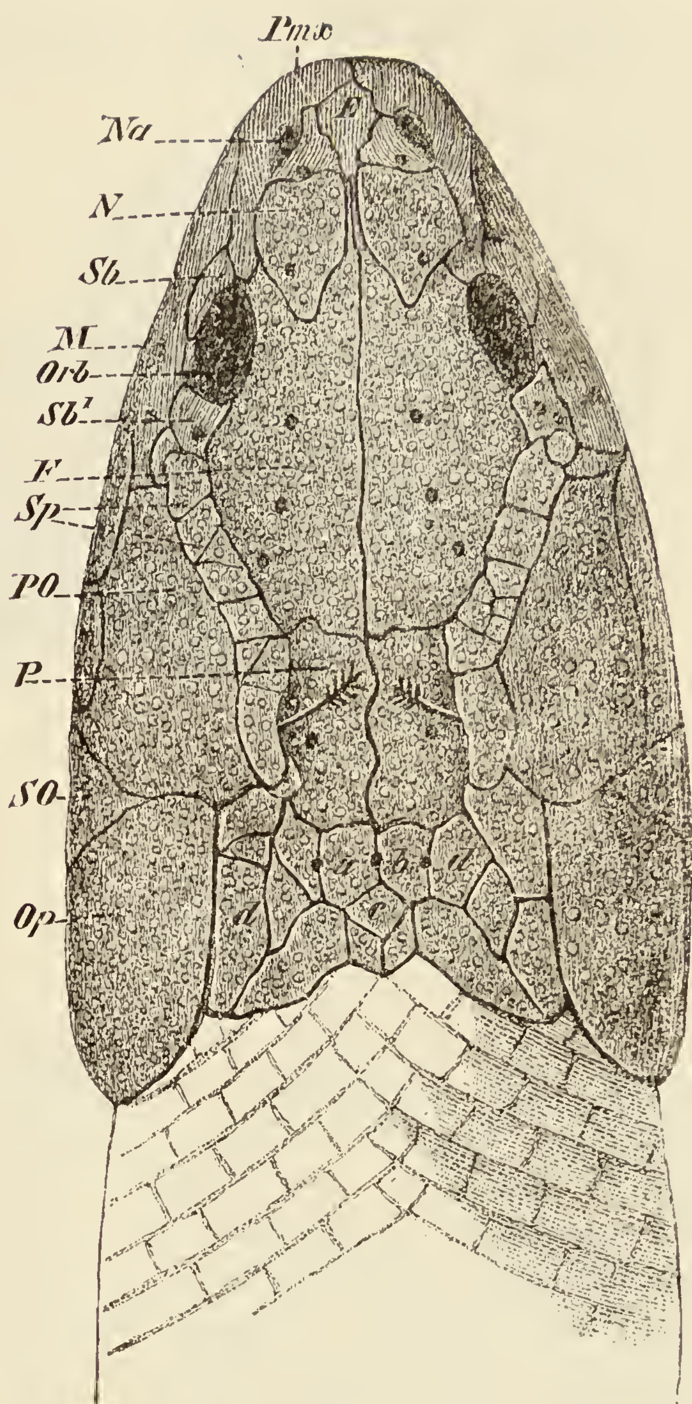


Fig. 29. Schädel von Polypterus bichir von der Dorsalseite. *Pmx* Praemaxillare, *Na* Apertura nasalis externa, *N* Nasale, *Sb*, *Sb*¹ Suborbitale anterius u. posterius, *Orb* Orbita, *M* Maxilla, *Sp* Spiracularia, *PO* Praeoperculum (?), *SO* Suboperculum, *Op* Operculum, *F* Frontale, *P* Parietale, *a*, *b*, *c*, *d* Supraoccipitale Knochenschilder. Die beiden, unter die Spiracularschilder hinabgehenden Pfeile zeigen die Mündung des Spritzloches an der freien Schädeloberfläche.

Von besonderer Bedeutung wird das Hautskelet da, wo es mit Theilen des inneren Skelets, z. B. mit dem Primordialschädel in directe Berührung tritt. Ich werde auf diesen Punkt in dem Capitel über das Kopfskelet noch näher einzugehen und dort auf die typische, von Geschlecht zu Geschlecht, weit über die Fische hinaus, bis zu den Säugern sich vererbende Vertheilung jener Deckknochen hinzuweisen haben, die als Stirn-, Scheitelbeine etc. unterschieden werden. Repetirt sich hier ihre Anlage aus Zähnen und Zahnsockeln ontogenetisch nicht mehr, so ist dies eben als ein abgekürzter Entwicklungsprozess anzusehen. Der beste Beweis hierfür liegt in der Entwicklungsgeschichte des Vomers und anderer Knochen der Mundhöhle, deren Entstehung aus Zähnen sogar bei Amphibien noch nachzuweisen ist.

---

spiegelnder Oberfläche, d. h. mit einem Emailüberzug, finden sich in bester Ausprägung bei Lepidosteus und Polypterus. Sturionen besitzen Knochenplatten, Spatularia ist nackt. Bei Teleostiern unterscheidet man Cycloid- und Ctenoid-Schuppen. Erstere sind ganzrandig und rundlich, letztere an den Rändern gezahnt. Zwischen beiden bestehen die verschiedensten Uebergangsformen.

Eine besonders starke Entwicklung besitzt das Hautskelet von Callichthys. (Fig. 30.)

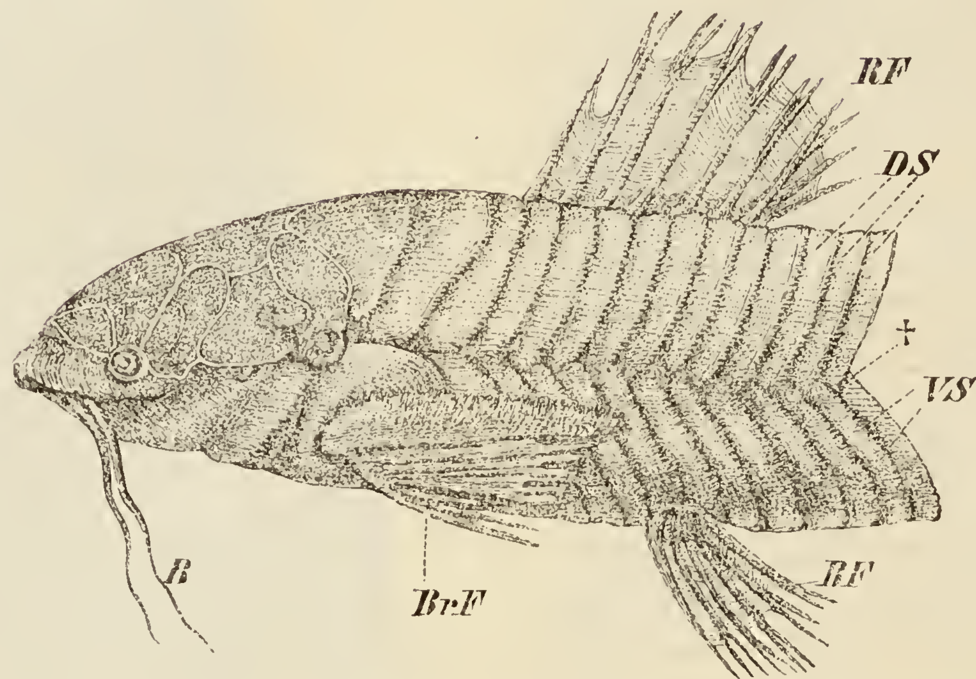


Fig 30 Hautpanzer von Callichthys. *B* Barteln, *BrF* Brustflosse, *BF* Bauchflosse, *RF* Rückenflosse. *DS* und *VS* Dorsale und ventrale Knochenschilder, † Linea lateralis. Man beachte die Hautzähne.

Der ganze Körper ist hier eingeschient in Knochenlamellen, welche so gut wie die früher schon erwähnten Hautschienen gewisser Gymnophionen und Amphisbänen eine metamere Anordnung besitzen, was ich ausdrücklich hervorhebe, weil eine äusserlich am Wirbelthierkörper sich ausprägende Metamerie im Gegensatz zu dem Organisationsplan vieler Wirbellosen (Arthrozoën) zu den grössten Seltenheiten gehört. Auf jeder Seite des Rumpfes existiren zwei Reihen von Knochenlamellen, eine dorsale und eine ventrale, Fig. 30, *DS*, *VS*; beide stossen, ähnlich wie die Myomeren des Seitenrumpfmuskels, in einem nach hinten offenen Winkel in der Seitenlinie zusammen, und jede Lamelle ist an ihrem Hinterrand mit feinsten Zähnchen versehen, welch' letztere massenhaft und zwar in bürstenartiger Anordnung auf dem grossen Randstrahl der Brustflosse sitzen. Welch' monströse Entwicklung das Hautskelet ausgestorbener Fischgeschlechter besass, beweisen die aus dem Devon, Silur und der Kohlenformation stammenden Familien der Cephalaspidae und Placodermi. So wird z. B. der Kopf von Cephalaspis von einem einzigen grossen Knochenschild, der nach hinten in zwei Hörner ausgezogen ist, bedeckt.

Bei den Amphibien der Jetztzeit spielt das Hautskelet nur eine sehr untergeordnete Rolle. Bei Urodelen gar nicht ausgebildet, findet es sich, wie früher schon erwähnt, bei einigen Anuren, wie z. B. bei Ceratophrys dorsata und Ephippifer aurantiacus entwickelt und zwar in Form von Knochenplatten, welche in die Haut des Rückens eingebettet sind und mit den unterliegenden Wirbeln verschmelzen können. Unter den Gymnophionen zeichnet sich die Gattung Epicrium und Coecilia durch zahlreiche, zwischen die Hautschienen eingesprengte, rundlich-ovale oder auch nierenförmige Schüppchen aus. (Fig. 31.)

In der Grösse derselben kommen grosse Schwankungen vor, was namentlich für die verschiedenen Vertreter der Gattung Coecilia gilt. Die kleinsten besitzt Coec. rostrata und sie verhalten sich zu den grossen

Schuppen von Epicrium wie 1:8—10. Die einzelnen Schuppen liegen nur hie und da, und immer nur stückweise, zu Tage, zieht man aber die Hautschienen von einander, so wird man gewahr, dass sie 5—6schichtig, dachziegelartig über einander liegen (vergl. die Anatomie der Haut). Beim leisesten Druck lösen sie sich von ihrer bindegewebigen Unterlage los, und was ihren Bau anbelangt, so sind sie am nächsten mit den Schuppen der Fische verwandt, doch lassen sie andererseits so viel Eigenartiges erkennen, dass dadurch auf die isolirte Stellung dieser merkwürdigen Thiergruppe im heutigen zoologischen System ein bedeutsames Licht geworfen wird. Es ist nicht unmöglich, dass die Gymnophionenschuppen als ein uraltes Erbstück von den Amphibien der Kohlenperiode her zu betrachten sind. [1]) Die Haut der letzteren zeichnete sich allgemein durch einen Knochenpanzer aus, der entweder nur am Bauch oder auch am ganzen Körper, ja selbst an den Extremitäten existirte. Die einzelnen Stücke bestanden aus stacheligen, oder auch aus lanzett- und birnförmigen Gebilden, die sich, wie z. B. bei Archegosaurus, zu langen Schnüren an einander reihten. Damit wechselten runde und auch ovale Stückchen und dann wieder Hautschilder von ganz enormer Grösse, wie sie z. B. in der Brustgegend der Labyrinthodonten, Ganocephalen und mancher Stegocephalen entwickelt waren. Allgemein unterscheidet man hier ein mittleres unpaares, rhombisches Stück, welches von einem schmäleren rechten und linken Seitenstück begrenzt wird. Alle diese Platten, wovon sich Spuren noch bei Polypterus erhalten zu haben scheinen, zeigen eine zierliche, von einem Centrum (primärer Ossificationspunkt) ausgehende radiäre Sculptur und standen muthmasslich in Beziehung zum Schultergürtel, doch lässt sich nichts Genaueres darüber bestimmen. Gewisse, gleich näher zu besprechende Bildungen der Schildkröten haben trotz einiger Aehnlichkeit damit nichts zu thun, sondern sind als selbstständig entstanden aufzufassen.

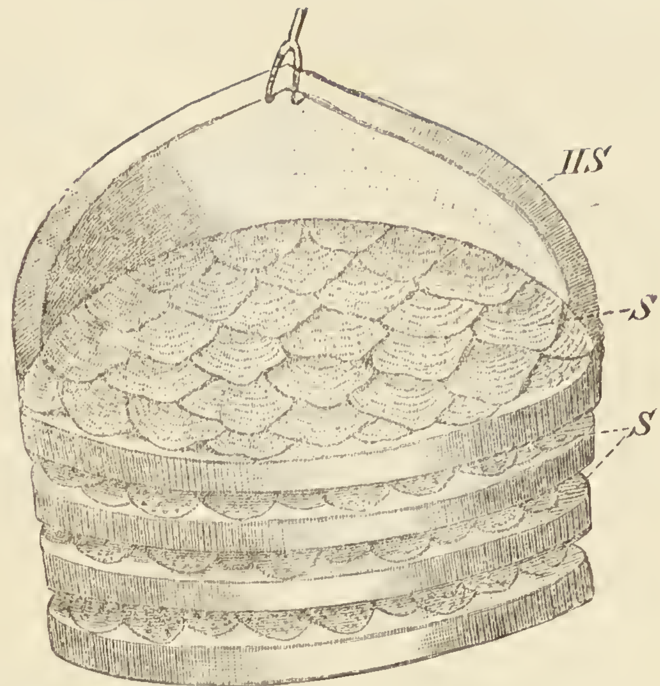


Fig. 31. Hautschuppen und Hautschienen von Epicrium. *HS* Hautschiene, emporgehoben, *S* Schuppen.

Unter den Reptilien figurirt ein Hautskelet in grösster Ausdehnung bei den Schildkröten und zwar unterscheidet, man einen Rücken- und Bauchschild (Carapax und Plastron). Fig. 32, A, B, C.

Ersterer besteht bei den meisten Schildkröten aus einer grösseren Zahl oberhalb der Wirbelsäule angeordneter Neuralplatten (Fig. 32, **A** *N*, *N*), und daran schliessen sich seitlich die über den Rippen lagernden Costalplatten (*C*, *C*). Am Rand derselben finden sich 24–26 Marginalplatten (*M*, *M*). Eine davon, und zwar die vorderste, kann unpaar sein und heisst dann Nuchalplatte (*Np*). Die

1) Diese Vermuthung wird zur Gewissheit erhoben durch einen Befund Credner's an einem Stegocephalen aus der Gattung Discosaurus. Dieser Molch besass kräftige Gliedmassen, getrennte Sitz- und Schambeine, sowie ein Schuppenkleid, dessen einzelne Componenten bis in's Einzelne mit den Schuppen des heutigen Epicrium glut. übereinstimmen.

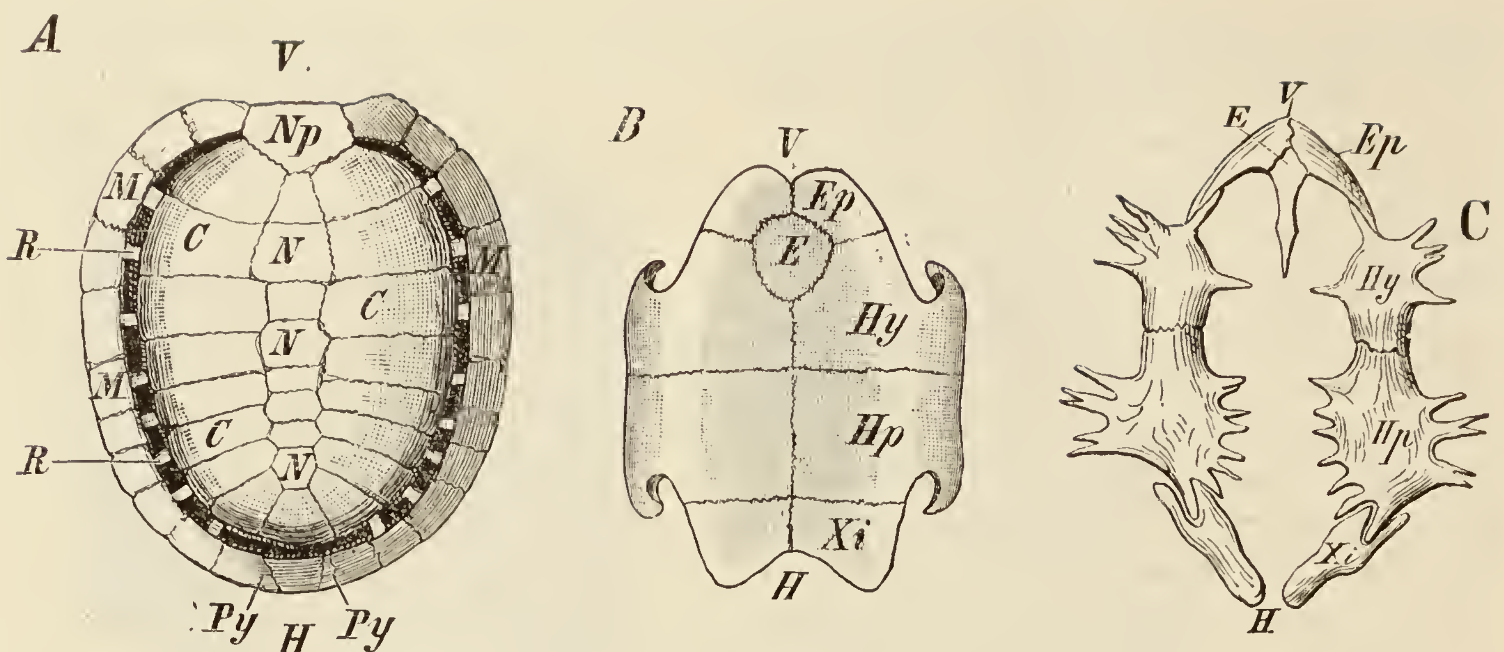


Fig. 32. A und B Carapax und Plastron einer jungen Testudo graeca, C Plastron von Chelone midas, *N*, *N* Neuralplatten, *C*, *C* Costalplatten, *M*, *M* Marginalplatten, *Np* Nuchalplatte, *Py*, *Py* Pygalplatten, *E* Entoplastron, *Ep* Epiplastron. *Hy* Hyoplastron, *Hp* Hypoplastron, *Xi* Xiphiplastron. (*V* bedeutet vorne, *H* hinten.) *RR* Rippen.

beiden hintersten, neben der medianen unpaaren Schlussplatte befindlichen Marginalplatten kann man mit dem Namen der Pygalplatten (*Py*, *Py*) bezeichnen (Trionyx besitzt keine Marginalplatten). Bei jugendlichen Exemplaren von Testudo, sowie bei Chelone midas in allen Altersstadien erreichen die Costalplatten noch nicht die Marginalplatten, so dass die unterliegenden Rippen (*R*, *R*) eine Strecke weit frei liegen, wodurch zwischen den Costal- und Marginalplatten eine Art von Gitterwerk zu Stande kommt. Das Plastron der meisten Schildkröten besteht aus neun Stücken, einem unpaaren, dem sog. Entoplastron (Fig. 32, **B**, *E*), und vier paarigen. Letztere heissen von vorn nach hinten gezählt Epiplastron, Hyoplastron, Hypoplastron und Xiphiplastron (Fig. 32, **B**, **C**, *Ep*, *Hy*, *Hp*, *Xi*). Während diese neun Stücke bei den meisten Schildkröten enge an einander schliessen, sind die beiden Seitenhälften mit Ausnahme der sich berührenden Epiplastra bei Chelone midas durch einen breiten Zwischenraum von einander getrennt. (Vergl. Fig. 32, **C**.)

Die Marginalplatten vermitteln die Verbindung des Rückenschildes mit dem Bauchschild. Die den Knochenschildern aufliegenden Epidermis- oder Hornplatten entsprechen in ihrer Anordnung durchaus nicht immer den ersteren, was ich ausdrücklich bemerken will.

Während das Plastron eine reine Hautverknöcherung, ohne irgend eine Spur von Knorpelgrundlage darstellt, entstehen die Neural- und Costalplatten im Perichondrium (und auch noch theilweise im benachbarten Corium) der knorpelig praeformirten Rippen und Dornfortsätze. Letztere werden also von Knochensubstanz umwachsen, erleiden dadurch einen nahezu vollständigen Schwund und werden schliesslich in Markräume umgewandelt. Es handelt sich also um jene Art der Verknöcherung, die W. K. Parker als „Parostosis" bezeichnet.

In Folge dieses Entwicklungsmodus kann man bei erwachsenen Schildkröten von eigentlichen Rippen gar nicht mehr sprechen, und es wird eine Zeit kommen, wo auch die Neural- und Costalplatten, wie dies für die Marginal-, Nuchal- und Pygalplatten bereits gilt, direct als Dermalplatten, ohne praeformirte, knorpelige Grundlage entstehen werden.

Jede Vergleichung gewisser Theile des Plastrons mit einem Sternum und mit Claviculae ist von der Hand zu weisen. Früher mag wohl ein knorpeliges Sternum vorhanden gewesen sein, dasselbe ist aber im Lauf der Zeit durch die Hautossification nach und nach verdrängt worden. Das Plastron muss phyletisch sehr alt sein, denn es legt sich im Embryo vor dem Carapax an (C. K. Hoffmann).

Auch die Crocodilier besitzen ein sehr ausgedehntes Hautskelet, welches in grossen Platten entweder nur den Rücken oder auch den Bauch bedeckt. Auch der Rumpf des vorweltlichen Teleosaurus war vollständig von Knochenschildern eingeschient, und bei dem triassischen Aëtosaurus ferratus, Fraas, erscheinen sie, ähnlich wie bei Callichthys, in metamerer Anordnung und schieben sich wie die Schienen eines Panzers mit ihren freien Rändern über einander. Ein Hautskelet, oft mit grossen Stacheln versehen, findet sich auch bei manchen Ornithosceliden, wie z. B. Scelidosaurus, Hyaelosaurus und Acanthopholis. Zur grössten Entfaltung gelangte der Hautpanzer bei der Dinosaurier-Gruppe Stegosaurus (Marsh). Bei diesen circa 30′ langen Thieren begegnen wir einem ausserordentlich starken Hautpanzer, der sich aus rechts und links neben der Wirbelsäule liegenden und wahrscheinlich in mehreren Reihen angeordneten Knochenplatten von 1 Meter Durchmesser, sowie aus Knochenstacheln von den verschiedensten Formen und Dimensionen bis zu 63 Cm. Länge componirte. Letztere müssen einen hornigen Ueberzug besessen haben und sassen zum Theil auf den extrem langen Processus spinosi der vorderen Caudalwirbel (Marsh).

Unter den Säugethieren sind allein die Loricata (Gürtelthiere) mit einem Hautskelet versehen. Es bildet hier einen aus fünf, beweglich unter einander verbundenen Platten componirten Rückenschild; die eine Platte deckt den Kopf, die andere den Hals, eine dritte die Schultern, eine vierte und fünfte die Rücken-, Lenden und Beckengegend. Auch Schwanz- und Gliedmassen können von unvollständigen Knochenringen und Platten bedeckt sein. Ob dieses Hautskelet direct von jenem der Reptilien abzuleiten ist, erscheint sehr zweifelhaft; viel wahrscheinlicher ist, dass es als selbständige Bildung aufzufassen ist.

So ergibt also ein Rückblick auf das Exoskelet, dass dasselbe bei den heutigen Thierformen, zumal bei den höheren Klassen, keine allzu grosse Rolle zu spielen berufen ist. Es steht dadurch im Gegensatz zu dem eine viel grössere morphologische Bedeutung beanspruchenden **Innenskelet**, zu desssen Schilderung wir uns jetzt wenden wollen.

II. Inneres Skelet.

1. Wirbelsäule.

Vorläufer nicht nur der Wirbelsäule, sondern des ganzen Skelets ist, wie schon aus der entwicklungsgeschichtlichen Einleitung zu ersehen war, ein im primitiven Entoderm entstehender, in der Längsaxe des Embryos verlaufender elastischer Strang, den man mit **Chorda dorsalis** oder **Rückensaite** bezeichnet. Am Kopf- wie am Schwanzende zugespitzt, baut er sich aus einem Gewebe auf, das in histologischer Beziehung der

Knorpelsubstanz verwandt ist und anfangs nur aus grossen saftreichen, von vorn nach hinten abgeplatteten Zellen besteht. Während in ihrem Protoplasma Vacuolen entstehen, wird an ihrer Oberfläche eine Art von Membran abgeschieden. Derartige Membranen fliessen zu einem intercellularen, lympherfüllten Netzwerk zusammen, wobei das Zellprotoplasma mit den inneliegenden Kernen eine mehr ventrale Lage in der Chorda einnimmt, später jedoch an die Peripherie zu liegen kommt, wo es einen epithelartigen Character anzunehmen im Stande ist (Götte). Jene protoplasmatische Rindenschicht erzeugt nach aussen eine structurlose (cuticulare) Scheide (**innere Chordascheide** oder Elastica s. Limitans interna) und geht nach Vollendung des Chordawachsthums bis auf minimale Spuren verloren.

Um die innere Chordascheide herum bildet sich nun aus jenen mesodermalen Gewebsmassen, die wir bereits als Urwirbel kennen gelernt haben, eine zweite Hülle, die sogenannte **skeletogene Schicht**, welche faseriger Natur ist und auch Zellen einschliessen kann. An der äusseren Peripherie derselben kann wieder eine cuticulare Abscheidung die **äussere Chordascheide**, die Elastica s. Limitans externa, entstehen, welche sich scharf gegen die später zu erwähnenden Bogenanlagen absetzt. (Vergl. Fig. 33 und 36, *Ee*). Die skeletogene Schicht steht in nächster Beziehung zu einem das Rückenmark umhüllenden Rohr, zur sogenannten Membrana reuniens superior, welch' letztere nur an der Stelle der späteren Foramina intervertebralia unterbrochen ist. Beide zusammen nennt man die **„häutige Wirbelsäule“**. Von einer Gliederung, bei deren Zustandekommen das Muskelsystem als formatives Princip eine grosse Rolle spielt, ist bis jetzt noch nichts zu erkennen, denn diese entsteht bei den meisten Thieren erst mit dem Auftreten von Knorpelgewebe, wodurch dann das zweite Entwicklungsstadium, die **knorpelige Wirbelsäule** erreicht ist. Der Knorpel, welcher bei verschiedenen Thiergruppen eine sehr verschiedene Rolle spielt, entwickelt sich rings an der Peripherie der Chorda in unmittelbarster Nähe derselben und zwar in segmentaler Anordnung, d. h. in einzelnen Herden, in regelmässigen Intervallen (Metamerenbildung). Diese Segmente, welche zu der früher vorhandenen Gliederung in Urwirbel in keiner directen Beziehung stehen, sind die Anlagen der sogenannten „Wirbelkörper“ resp. „Wirbelbogen“. Es kann nämlich eine Differenzirung in Wirbelkörper gänzlich fehlen und die Metamerie nur durch die Bogen angedeutet sein. Letztere, die somit entweder selbständig oder als Auswüchse der Wirbelkörper entstehen können, dienen in Form einfacher, hinter einander liegender Ringbildungen als schützende Umhüllung des Rückenmarks.

Der nicht verknorpelnde Theil der Wirbelsäule wird zu den verschiedenen Bandapparaten derselben (Ligamenta intervertebralia etc.). Während dieser Vorgänge und während des bei den meisten Wirbelthieren folgenden Ossificationsprocesses, wodurch das dritte Stadium der Entwicklung, die **knöcherne Wirbelsäule**, erreicht ist, erleidet die Chorda dorsalis je nach den verschiedenen Thierkreisen ein sehr mannigfaches Schicksal; sie bleibt nämlich entweder ein cylindrischer, gleichmässig rundlicher Strang, der mit dem wachsenden Skelet ebenfalls weiter wachsen kann, oder sie erleidet von Seite der Wirbelkörper Einschnürungen oder endlich sie geht ganz zu Grunde. Es wird uns dies später noch näher beschäftigen, und ich habe jetzt nur noch hinzuzufügen, dass der Ossificationsprocess von verschiedenen, und zwar ge-

wöhnlich von drei Punkten ausgeht, wovon zwei im Arcus[1]) und einer im Corpus vertebrae ihren Sitz haben.

Das Auftreten von mancherlei Fortsatzbildungen, welche theils vom Bogen, theils vom Wirbelkörper aus mit getrennten Ossificationspunkten ihre Entstehung nehmen, ist als ein secundärer Wachsthumsvorgang ebenfalls noch zu erwähnen. Dahin gehören auch Verschmelzungen einzelner Wirbel untereinander, wie sie da und dort, wie namentlich in der Kreuz- und Steissbeingegend, auftreten können.

Damit haben wir die allgemein gültigen Gesichtspunkte der Columna vertebralis berücksichtigt; auf die einzelnen wichtigeren Details wird bei der Besprechung der einzelnen Thiergruppen noch einzugehen sein, indem die Wirbelsäule für jede einzelne grössere Abtheilung ihre characteristischen Eigenthümlichkeiten besitzt.

a) Wirbelsäule der Fische.

ACRANIER (Amphioxus).

Die Wirbelsäule des Amphioxus zeichnet sich wie diejenige der übrigen Fische durch einen sehr einheitlichen Character ihrer Elemente aus, so dass man bei allen diesen nur einen Rumpf- und einen Schwanztheil unterscheiden kann.

Die eigentliche Chordasubstanz des Amphioxus unterscheidet sich von der der übrigen Wirbelthiere durch einen viel complicirteren Bau. Ihr Inneres besteht aus querstehenden, geldrollenartig angeordneten, dünnen Scheiben, zwischen welchen von Stelle zu Stelle Spalträume existiren. Der dorsale Rand der Platten zeigt constant eine Impression, so dass zwischen ihm und der Chordascheide ein querer, niedriger Canal zu Stande kommt. Dieser ist von einem netzartigen, zarten, lymphhaltigen Gewebe erfüllt, dessen einzelne Fasern als Ausläufer theils sternförmiger, theils kolbenartig endigender Zellen zu deuten sind. An der Chordaperipherie unterscheidet man eine äussere und eine innere Scheide; letztere ist concentrisch gestreift, überall gleichmässig dick und glatt, erstere dagegen ist längsgestreift, variabel in ihrer Stärke und sendet Fortsätze aus, welche dorsal die Medulla, ventralwärts die Leibeshöhle umfassen. An ihrer Aussenfläche ist sie von einem Endothel überkleidet, welches ihr überall hin folgt bei Bildung der Neuro- und Haemapophysen (Rolph).

Die Chorda durchsetzt den Körper in seiner ganzen Länge und endet vorn und hinten zugespitzt, ohne dass es zur Differenzirung eines eigentlichen Schädels und eines Gehirns käme, weshalb man den Amphioxus als Vertreter einer ganzen Thierklasse, der **Acranier**, allen übrigen, mit einem Schädel versehenen Wirbelthieren, d. h. den **Cranioten**, gegenübergestellt hat. Nirgends im ganzen Bereich der Chorda kommt es zu einer Knorpel- oder gar Knochenentwicklung, und damit fehlt auch jede Spur einer Segmentirung in wirbelähnliche Theile. Das ganze Organ beharrt in seinem häutigen, ungegliederten Zustand und zeigt so zeitlebens ein embryonales Verhalten.

---

1) Die alte Anatomie hat diese das Rückenmark, das Neuron, umschliessenden Spangen als Neurapophysen bezeichnet und ihr die vom Wirbelkörper entspringenden, ventral gerichteten Fortsätze, welche da und dort die grossen, in der Längsaxe des Körpers verlaufenden Blutgefässe umschliessen, als Hämapophysen gegenübergestellt.

CYCLOSTOMEN.

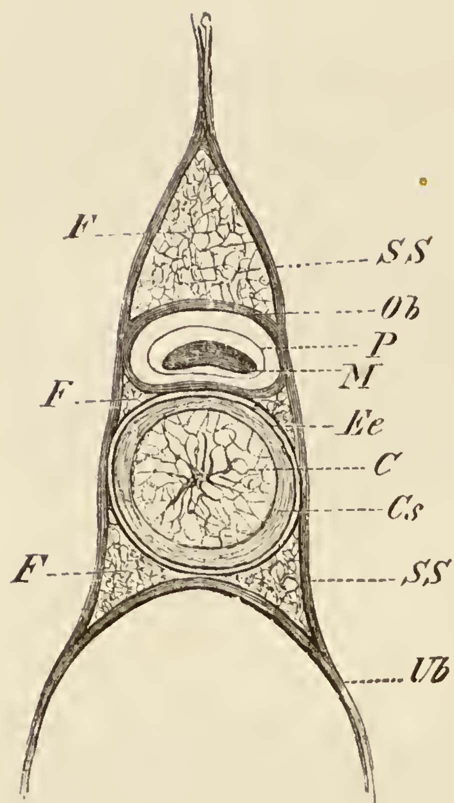


Fig. 33. Querschnitt der Wirbelsäule von Ammocoetes. *C* Chorda, *Cs* Chordascheide, *Ee* Elastica externa, *SS* skeletogene Schicht, *Ob* obere Bögen, *Ub* untere Bögen, *F* Fettgewebe, *M* Medulla spin., *P* Pia.

Für diese sowohl, wie von hieran für sämmtliche übrigen Wirbelthiere, gilt das histologische Verhalten, wie ich es in dem entwicklungsgeschichtlichen Abschnitt für die Chorda in den allgemeinsten Grundzügen skizzirt habe. Petromyzonten (Ammocoetes) und Myxinoiden stimmen darin überein, dass ihre Chorda von einer derben, fibrillären Scheide, an welcher man eng in einander verfilzte Fasern von zweierlei Richtung unterscheiden kann, umgeben wird (Fig. 33, *Cs*). Während nach innen zu gegen die Chorda keine scharfe Abgrenzung, d. h. keine Elastica interna, existirt, ist eine solche nach aussen in Form eines zarten cuticularen Saumes (*Ee*) vorhanden.

Die im Innern der Chordamaschen enthaltene lymph- und fettartige Flüssigkeit hält die Chordascheide expandirt und verleiht so dem axialen Skelet die genügende Festigkeit.

Das perichordale Gewebe oder die skeletogene Schicht (Fig. 33, *SS*) dehnt sich dorsal- und ventralwärts aus und umschliesst einerseits das Rückenmark, andererseits die Leibeshöhle, wobei es nach aussen vom Peritoneum zu liegen kommt. In der Caudalgegend umschliesst es die Schwanzgefässe (Caudalkanal), hängt überall am Körper mit den oberen und unteren Myocommata direct zusammen und dient so den Muskeln zu Ursprungs- und Ansatzpunkten. Bei Ammocoetes hebt sich die skeletogene Schicht vom Wirbelkanal dorsalwärts weit ab und erzeugt so einen weiten, von Fett erfüllten Spitzbogen, welcher nach oben in der Mittellinie in eine bis zur äussern Haut sich erstreckende, fibröse Platte auswächst. Solche Fettanhäufungen finden sich auch ventralwärts, etwas seitlich von der Chordascheide zwischen ihr und der skeletogenen Schicht. (Fig. 33, *F*).

Während sich nun bei Ammocoetes, der Larve von Petromyzon, und bei den Myxinoiden in der skeletogenen Schicht kein Knorpelgewebe entwickelt, existirt solches bei den Petromyzonten in Form von sehr mannigfaltig gestalteten oberen Bögen (Fig. 33, *Ob*), welche der Chordascheide direct aufsitzen, dorsal aber in der Mittellinie nicht zusammenfliessen.

Sie dienen nicht sowohl als Schutz für das Rückenmark, als vielmehr als Ansatz- und Ursprungspunkte für die Muskeln. Die auf jedes Muskelsegment fallenden zwei Paare von Wirbelbögen sind den Bögen und den später zu betrachtenden Intercalarstücken der Selachier homolog und zwar ist dafür massgebend der Durchtritt der Spinalnerven, worüber später Ausführlicheres.

In der mittleren Körperregion treten auch auf der dorsalen Circumferenz der Wirbelbogen-Fortsätze, Processus spinosi, auf, je vier in einem Körpersegment; ihr oberes gegabeltes Ende ragt in den Rand der Rückenflosse hinein. In der Schwanzregion, wo die oberen

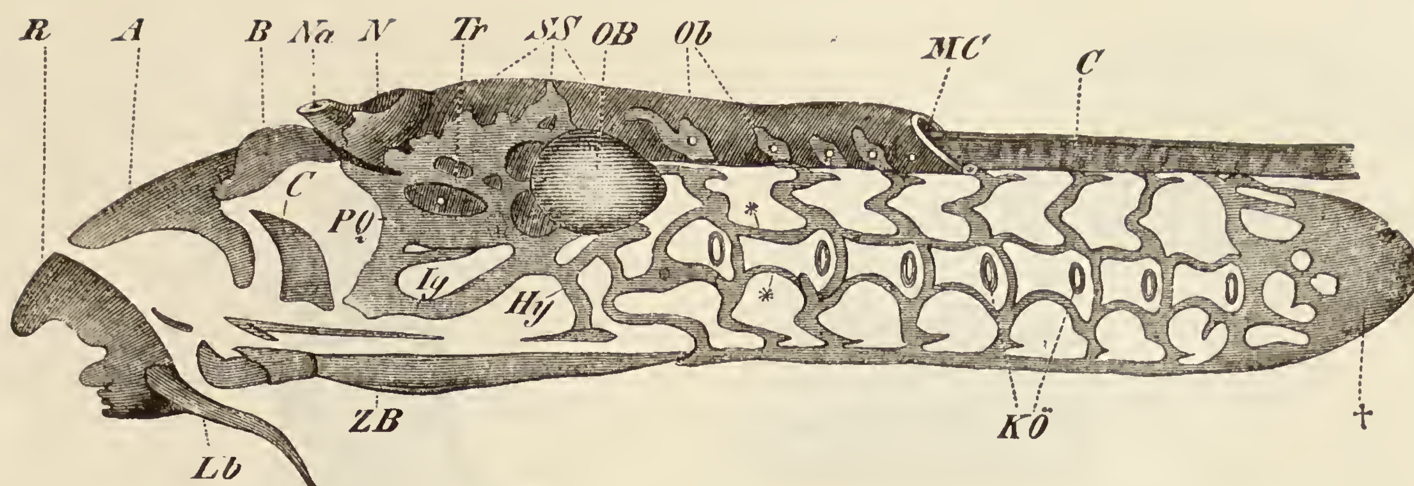


Fig. 34. Kopfskelet von Petromyzon Planeri. *Lb* Labialknorpel, *R* knorpelige, ringförmige Inlage des Saugmundes, *A*, *B*, *C* drei weitere Stützplatten des Saugmundes, *ZB* Zungenbein, *Na* Apertura nasalis externa, *N* Nasensack, *Tr* Trabekel, *PQ* Palato-Quadratum, *Ig* Spange, die noch zum Palato-quadratum gehört, *SS* fibröses Schädelrohr, welches nach hinten bei *MC* (Medullarkanal) durchschnitten ist, *OB* Ohrblase. *Ob* obere Bogen, *Hy* Hyoid, *KO* Kiemenöffnungen, † hinterer Blindsack des Kiemenkorbes, * * Querspangen des Kiemenkorbes, *C* Chorda.

Bogen zu einer continuirlichen, nur von den Nervenlöchern durchbrochenen Knorpelleiste zusammenfliessen, erscheinen auch untere Bogen und diese vereinigen sich mit unteren Processus spinosi in ganz ähnlicher Weise, wie dies mit den oberen Dornfortsätzen der Fall ist (vergl. die Anmerkung auf pag. 47, wo von Neuro- und Haemapophysen die Rede ist.

Bei Ammocoetes finden sich Knorpelelemente nur in der Schwanzgegend. Der Schwanzknorpel von Myxine und Bdellostoma ähnelt sehr dem der Petromyzonten und Ammocoetes. Bei allen diesen unterscheiden sich die knorpeligen Dornfortsätze von denjenigen der Haie und Rochen dadurch, dass sie ungegliedert sind. Zwei von der Basis cranii von Petromyzon an der Ventralseite der Chorda nach rückwärts sich erstreckende, schmale Knorpelstreifen sind, wenn auch nicht immer regelmässig, segmentirt und können als die ersten Andeutungen von Wirbelkörpern gelten, ganz ähnlich, wie sie z. B. bei Chimaera vorkommen. Auch bei Sturionen finden sich derartige Bildungen.

Wir sehen also, dass die Myxinoiden und Ammocoetes mit ihrer ungegliederten Wirbelsäule eine niedrigere Entwicklung darbieten, als die Petromyzonten, bei welchen die Spuren einer Segmentirung nicht zu verkennen sind. Von einer directen Verknüpfung der Cyclostomen mit den Acrania kann indessen, ganz abgesehen von der zwischen andern Organsystemen herrschenden grossen Differenz, keine Rede sein und wir sind deshalb zu der Annahme genöthigt, dass eine ungeheure Reihe von Zwischengliedern im Laufe der Erdentwicklung verloren gegangen und nicht mehr auf uns gekommen sein müssen.

GANOIDEN, DIPNOËR, SELACHIER.

Fehlen uns nun, dem oben Mitgetheilten gemäss, Anknüpfungspunkte zwischen der Wirbelsäule des Amphioxus und derjenigen

---

Während Kölliker, Gegenbaur und W. Müller die Chordascheide der Cyclostomen in toto als cuticulare Bildnng und die darin auftretende Faserung nur als Ausdruck einer in concentrischer Weise angeordneten Schichtenablagerung betrachten, will sie A. Schneider zum Bindegewebe ziehen. Im letzteren Fall fiele sie also unter den Begriff der in der Einleitung erwähnten „skeletogenen Schicht.“ (vergl. pag. 46).

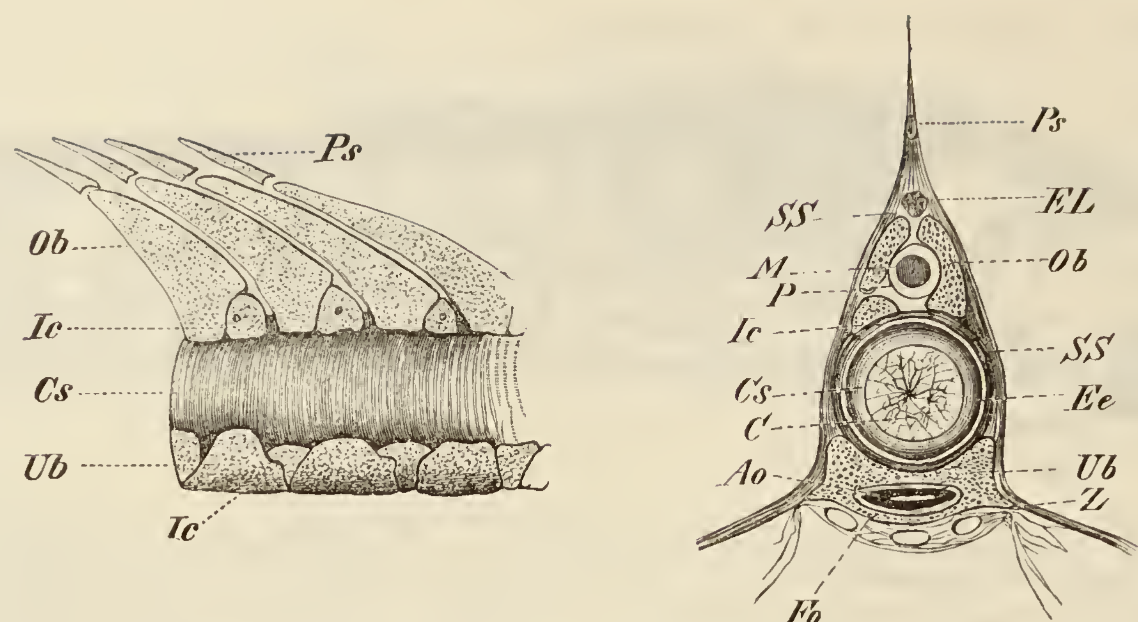


Fig. 35. Wirbelsäule von Spatularia, seitliche Ansicht. Fig. 36. Wirbelsäule von Acipenser ruth. aus dem vorderen Körperabschnitt. *Ps* Processus spinosi, *EL* elastisches Längsband, *SS* skeletogene Schicht, *Ob* obere Bogen, *M* Medulla spinal., *P* Pia, *Ic* Intercalarstücke, *Cs* Chordascheide, *C* Chorda dors., *Ee* Elastica externa, *Ub* untere Bogen, *Ao* Aorta, *Fo* medianwärts einspringeude Querspangen der unteren Bogen, welche ventralwärts die Aorta umschliessen, *R* Basalstümpfe der unteren Bogen.

der Cyclostomen, so sind solche zwischen den letzteren und den niedersten Ganoiden, d. h. den **Sturionen**, insofern gegeben, als auch bei ihnen — und dies gilt in gleicher Weise für Acipenser, Spatularia und Scaphirhynchus — der metamere Character der Wirbelsäule nur durch Wirbel-Bogen angedeutet ist. Wirbelkörper kommen also bei diesen nicht zur Entwicklung. Statt ihrer fungirt die starke Chordascheide (Fig. 35 und 36, *Cs*), welche in ganz ähnlicher Weise wie bei Cyclostomen concentrisch geschichtet und nur von einer dünnen Elastica externa (*Ee*) umgeben ist.

Auch in genetischer Beziehung stimmt die Chordascheide der Cyclostomen und Sturionen miteinander überein, d. h. sie ist hier wie dort chordalen Ursprungs, d. h. durch Bildung von Zellfortsätzen des sogenannten Chorda-Epithels (vergl. p. 46) sowie durch Einwanderung von Chordazellen entstanden. Dadurch erinnert sie an die Entwicklung des Dentins und ist der oben erwähnten cuticularen inneren Chordascheide gleichzusetzen (C. Hasse).

Die Aehnlichkeit wird noch dadurch vermehrt, dass die Chorda eingepackt ist in eine sehnige skeletogene Schicht (*SS*), in welcher sich dorsal wie ventral Knorpelplatten entwickeln. Sie sind paarig angeordnet und je ein Paar entspricht einem Muskelsegment. Die oberen wachsen zu den oberen Bogen aus (*Ob*) und zwischen ihnen finden sich (ontogenetisch später auftretend) sogenannte Schaltstücke (Intercalaria, *Ic*). Die Basen der Bogen schliessen medianwärts nicht zusammen, sondern werden nur durch die skeletogene Schicht verbunden; auch die oberen Bogenenden bleiben fast ganz getrennt, legen sich aber viel enger zusammen.

An der Stelle, wo sich bei Cyclostomen oberhalb des eigentlichen Wirbelkanals eine Fettansammlung findet (Fig. 33, *F*), liegt bei den Sturionen ein entlang der ganzen Wirbelsäule sich erstreckendes elastisches Längsband. (Fig. 36, *EL*). Darüber erst folgen die durch eine doppelte fibröse Haut unter einander verbundenen Dornfortsätze (*Ps*), welche

somit von den Bogen gänzlich getrennt sind. Diese Beschreibung gilt ebenso gut für die Wirbelsäule eines grossen Theils der palaeozoischen Elasmobranchier, der Chimaeren und Dipnoër, nur dass bei den letzteren Wirbelbogen und Processus spinosi einem mehr oder weniger vollständigen Verknöcherungsprocess unterliegen. (Fig. 37.)

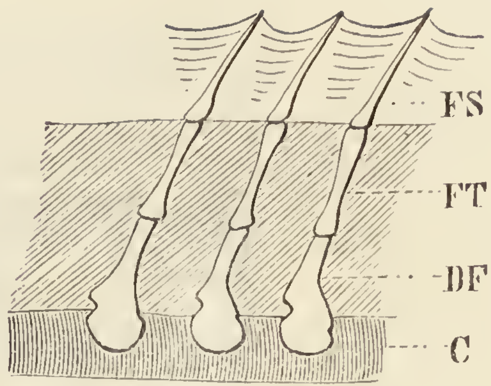


Fig. 37. Stück der Wirbelsäule von Protopterus, seitliche Ansicht. *C* Chorda, *DF* Dornfortsätze, *FT* Flossenträger, *FS* Flossenstrahlen.

Die Chordascheide der Dipnoër, welche im Verhältniss zur Chorda viel stärker entwickelt ist, als bei Sturionen, besteht aus Faserknorpel mit circulären und radiären Bündeln, worin zellige Elemente eingesprengt liegen. Bei Chimaeren zeigt sie mehr bindegewebigen Charakter. Intercalarstücke fehlen den Dipnoërn.

Bei den **Knorpelganoiden** finden sich nicht allein obere, sondern auch untere Bogen, sowie untere Intercalarstücke (Fig. 35, 36, *Ub, Ob, Ic*). Die unteren Bogen schicken in transversaler Richtung zwei Querspangen ab, welche sich medianwärts vereinigen und so zwei über einander liegende Kanäle zu Stande bringen, in welchen oben die Aorta, unten die Vena caudalis verläuft. So verhält es sich z. B. in der hinteren Schwanzgegend, weiter nach vorne wird die Vene nicht mehr ganz umschlossen und der untere Bogen endigt lateralwärts in zwei immer weiter divergirende Zapfen, welche Götte mit dem passenden Namen der Basalstümpfe belegt hat (Fig. 36, *Z*). In der vordersten Rumpfgegend schwindet auch die ventrale Knorpelumhüllung der Aorta und wird durch Bandmasse ersetzt. Jene oben erwähnten zapfenartigen Ausläufer der unteren Bogen (Basalstümpfe) gliedern sich von den letzteren ab und stellen rippenartige Anhängsel dar, worauf ich bei der Besprechung der Rippen wieder zurückkommen werde.

In der Nähe des Kopfes fliessen die oberen und unteren Bogen der Dipnoër und Knorpelganoiden zu einem continuirlichen, in den Schädelknorpel direct übergehenden Knorpelrohr zusammen, wobei dann die Segmentirung nur noch durch den Austritt der Spinalnerven angedeutet ist. Der grosse Deckknochen der Mundhöhle, das Parasphenoid, erstreckt sich ventralwärts von jenem Knorpelrohr bis zum fünften Spinalnerven nach rückwärts; bei Knochenganoiden, z. B. bei Polypterus, verwächst das Parasphenoid mit der Ventralfläche des ersten Wirbels.

Was die **Knochenganoiden** von den Sturionen in erster Linie unterscheidet, ist der Umstand, dass sich (von der Dorsal- und Ventralseite aus beginnend) rings um die Chorda Knorpel entwickelt, von dem die Bögen unmittelbar auswachsen und von welchem andrerseits die Bildung der eigentlichen Wirbelkörper ihren Ausgang nimmt. Zugleich tritt im Bereich des ganzen Wirbels und seiner Anhänge ein ausgedehnter Ossificationsprocess auf, welcher der Wirbelsäule dieser Fische und in erster Linie derjenigen von Polypterus ein ungemein derbes und festes Aussehen verleiht. Fig. 38.

Hand in Hand damit zeigt die Chorda kein gleichmässiges Wachsthum mehr, sondern erscheint im Centrum jedes Wirbelkörpers, also vertebral oder intravertebral eingeschnürt resp. ganz ab-

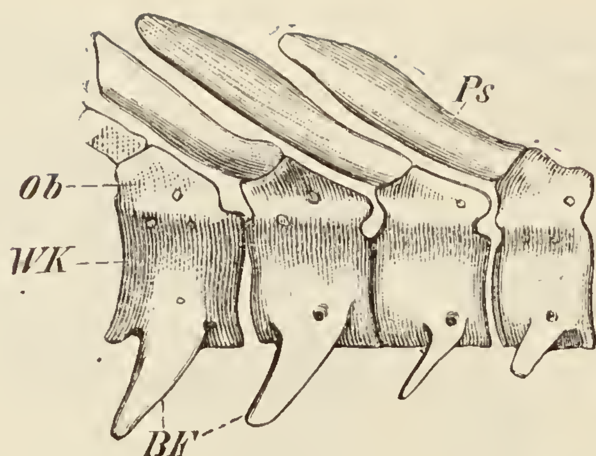


Fig. 38.

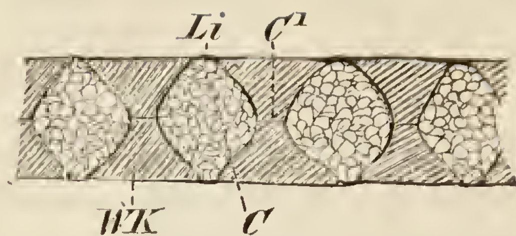


Fig. 39.

Fig. 38. Stück der Wirbelsäule von Polypterus. *WK* Wirbelkörper, *BF* Basalfortsätze (Basalstümpfe), *Ob* obere Bogen, *Ps* Processus spinosi.

Fig. 39. Schematische Darstellung des intervertebralen Chordawachsthums. *C*, C^1 ausgedehnte und eingeschnürte Chorda, *WK* Wirbelkörper, *Li* Ligamenta intervertebralia.

geschnürt, während sie intervertebral ausgedehnt bleibt und so gewissermassen die Kitt- oder Ausfüllmasse abgibt für je zwei aneinanderstossende Wirbelkörper. Letztere sind dementsprechend tief biconcav und jeder stellt einen Doppelkegel dar. Fig. 37.

Dies ist ein Vorgang, den wir seiner tiefeingreifenden Bedeutung wegen scharf im Auge behalten müssen, denn er wird uns von jetzt an in der Wirbelthierreihe immer und immer wieder, theils in ähnlicher, theils in modificirter Form begegnen.

Die geschilderten Verhältnisse beziehen sich nur auf Polypterus und Amia; bei Lepidosteus dagegen kommt es zu förmlichen Gelenkbildungen zwischen den einzelnen Wirbelkörpern, wodurch Anschlüsse an höhere Thiergruppen angebahnt erscheinen. Fig. 40.

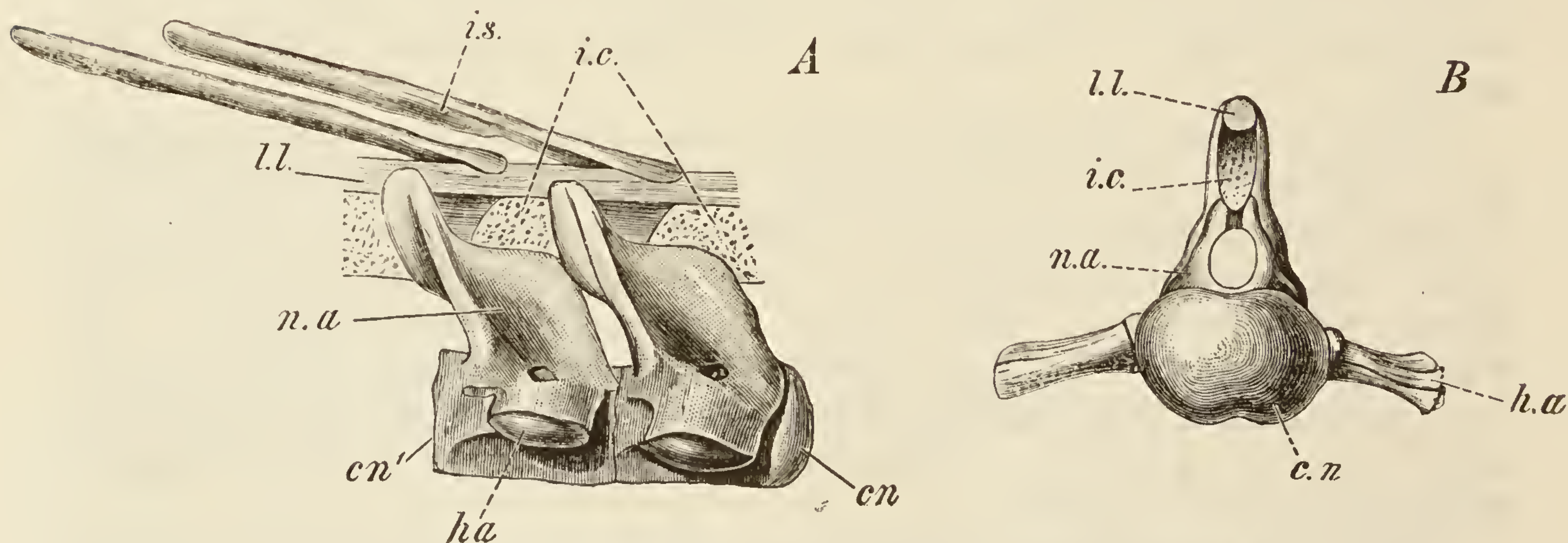


Fig. 40. Wirbelsäule von Lepidosteus nach W. N. Parker und F. M. Balfour. *A* von der Seite, *B* ein Wirbel von vorne gesehen. *cn* Gelenkkopf, cn^1 Gelenkgrube, *ha* Basalfortsatz (Basalstumpf), *n.a.* Obere Bogen, *i.c.* Intercalarstücke, *i.s.* „Interspinalknochen", *l.l.* Ligamentum longitudinale.

An der hinteren Circumferenz der Wirbelkörper entwickelt sich eine Grube cn^1, in welcher der nächst hintere Wirbel mit einem mässig gewölbten, von einer dünnen Knorpelschicht (*cn*) überzogenen Gelenkkopf eingelassen ist. Bei ausgewachsenen Exemplaren ist die Chorda mit Ausnahme der Schwanzgegend gänzlich verschwunden, in der Foetalperiode aber zeigt sie sich intravertebral ausgedehnt, intervertebral dagegen eingeschnürt. Es ist dies eine um so auffallendere Thatsache,

als sie uns, abgesehen von gewissen Teleostiern (Cobitis fossilis z. B.), wo einzelne Wirbel ähnlich gestaltet sein können, erst wieder bei Reptilien entgegen tritt.

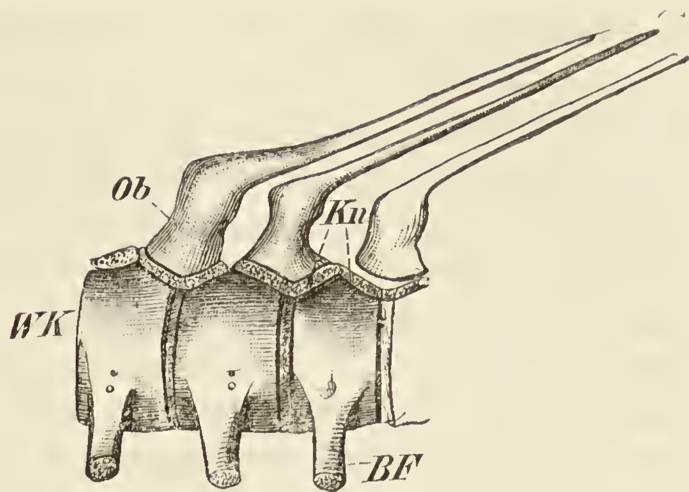


Fig. 41. Stück der Wirbelsäule von Amia. *WK* Wirbelkörper, *BF* Basalfortsätze (Basalstümpfe), *Ob* Obere Bogen, *Kn* Knorpelscheiben.

Die oberen Bögen (*Ob*) sitzen bei Polypterus und Lepidosteus den Wirbelkörpern mit breiter Basis auf und sind mit ihnen synostotisch vereinigt. Bei Amia dagegen (Fig. 41) sind sie zwischen je zwei Wirbelkörper eingelassen und mit beiden nur durch Knorpelscheiben verbunden (*Ob, Kn*).

An ihrem Vorder- und Hinterrand sind sie ausgeschnitten und begrenzen so die Austrittsöffnungen für die Spinalnerven. Bei keinem Knochenganoiden — und darin liegt eine Uebereinstimmung mit den Sturionen — sind die oberen Bogen dorsalwärts vollkommen synostotisch verschmolzen; stets wird der Abschluss, ähnlich wie bei manchen Teleostiern, durch ein oder zwei Knorpelplättchen, sowie durch das schon bei den Knorpelganoiden besprochene, elastische Längsband erzielt (Amia, Lepidosteus). Derselbe Zweck wird bei Polypterus dadurch erreicht, dass sich die Processus spinosi pflockartig zwischen die Bogen je zweier Wirbel einkeilen; nach vorn von dieser Stelle kommt es zu einer vollständigen knöchernen Concrescenz der beiden Bogenhälften. Bei Amia und Lepidosteus ziehen sich die Bogen spiessartig weit in die Höhe und bei letzterem kommt es durch Auswachsen der vorderen Bogencircumferenz der Art zu einem Articulationsverhältniss, dass der Bogen des einen Wirbels von dem des nächst vorderen gleichsam in die Klemme genommen wird. Die Processus spinosi (*Ps*) sind stets durch Bindegewebe gelenkig mit den oberen Bögen verbunden.

Was ich über die oberen Bogen und Dornfortsätze mitgetheilt habe, gilt in gleicher Weise auch für die im Caudalabschnitte der Wirbelsäule auftretenden unteren Bildungen gleichen Namens, so dass ich darauf nicht mehr einzugehen brauche.

Auf dem Uebergang der lateralen in die ventrale Fläche entwickeln die Wirbelkörper aller Knochenganoiden seitliche Fortsätze, die bei Lepidosteus z. B. zweiwurzelig entspringen und von vorne nach hinten an Grösse allmählig zunehmend, als Rippenträger (Basalstümpfe, Götte) fungiren (*BF*).

Erwägt man alle diese die Knochenganoiden characterisirenden Merkmale, so wird man zu dem Schlusse kommen, dass Anknüpfungspunkte einerseits an Teleostier (Amia) andrerseits an Dipnoër, Selachier und Amphibien existiren (Polypterus und Lepidosteus).

Die Wirbelsäule der **Selachier** stimmt mit derjenigen der Knochenganoiden insofern überein, als es sich auch hier nirgends mehr um ein gleichmässiges, sondern nur nm ein beschränktes Chordawachsthum handelt. Wie dort, so herrscht auch hier durchweg die Regel, dass die anfangs gleichmässig dicke Chorda später intravertebral eingeschnürt, intervertebral dagegen ausgedehnt ist, mit andern Worten, dass ihr

Wachsthum innerhalb der Wirbelkörper frühe schon zum Abschluss gelangt, während sie intervertebral in der ganzen Zeit der Wirbelbildung noch mit fortwächst. Daraus resultirt jene Doppelkegel- oder Sanduhrform des Wirbelkörpers, wie sie uns schon bei den Knochenganoiden begegnet ist und hier wie dort handelt es sich um eine hyalinknorpelige Anlage der Wirbel in der die Chorda umgebenden skeletogenen Schicht. Die hyalinen, ringförmigen Knorpelpartieen (Fig. 42, *Kn*) wachsen nun immer mehr centralwärts und nach kurzer Zeit schon verkalkt die an dieser Stelle einwärts getriebene, aus Spindelzellen bestehende Faserknorpelmasse (*FK*), doch ist auch einwärts von ihr Hyalinknorpel *Kn* [1]) aufgetreten. Fig. 42.

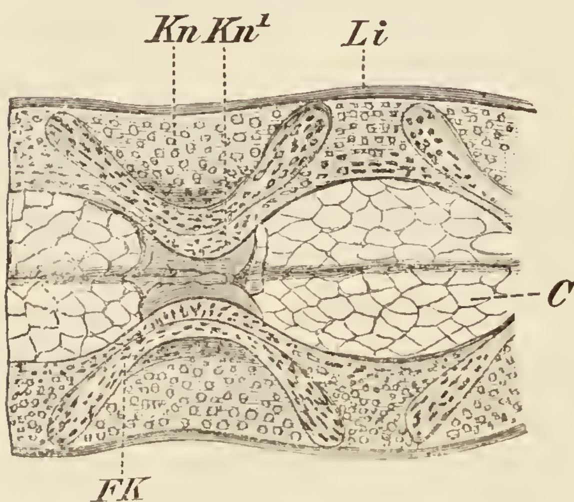


Fig. 42.

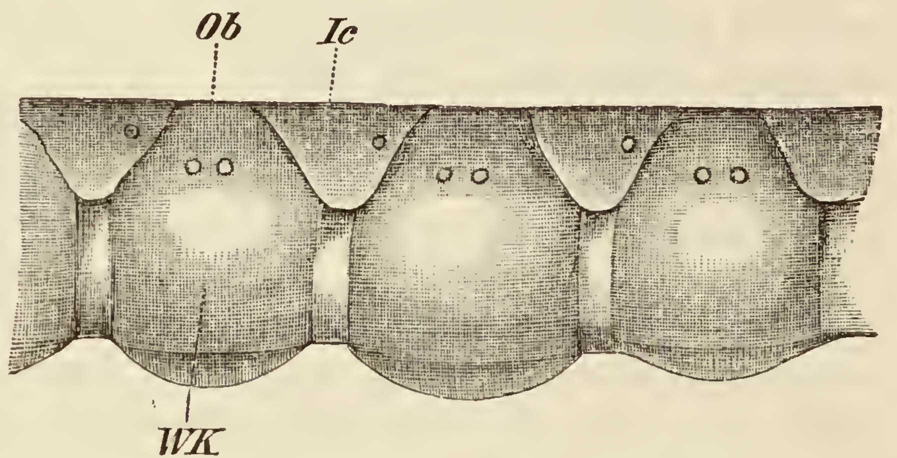


Fig. 43.

Fig. 42. Stück der Wirbelsäule eines jungen Haifisches (Scyllium can.). Nach Cartier, *C* Chorda, *Kn* äussere, *Kn*¹ innere Knorpelzone, *FK* die dazwischen liegende, in Verkalkung begriffene Faserknorpelmasse, *Li* Intervertebralligament.

Fig. 43. Stück der Wirbelsäule von Scymnus. *WK* Wirbelkörper, *Ob* obere Bogen, *Ic* Intercalarstücke. Die in den Bogen und den Intercalarstücken sichtbaren Löcher bezeichnen den Austritt der Spinalnerven.

Somit wird die verkalkende Faserknorpelmasse innen und aussen von Hyalinknorpel umgeben, so dass man am Wirbelkörper drei Schichten unterscheiden kann. Eine Limitans interna und externa ist vorhanden. Die Intervertebralzonen der skeletogenen Schicht nehmen an diesem Differenzirungsprocess in der Regel keinen Antheil, sie behalten den weichen, bindegewebigen Charakter der Faserknorpelmasse bei und nur deren äusserste Zone verwandelt sich in sehnige Ligamenta intervertebralia (*Li*). In andern Fällen (Squatina, Torpedo) kann sich auch die Intervertebralsubstanz geweblich weiter entwickeln, ja sogar, wie bei manchen Urodelen, in hyalinen Intervertebralknorpel umwandeln.

Ausser dem knöchernen, centralen Doppelkegel treten noch in der knorpeligen Aussenschicht secundäre Verkalkungen auf; dieselben sind entweder concentrisch um jenen angeordnet (Tectospondylie), oder entwickeln sich Kalkstrahlen, die sich dann im Querschnitt in Form eines Sternes oder Kreuzes darstellen (Asterospondylie).

Die oberen und unteren Bogen, wovon zwei oder drei auf jedes Segment fallen, entstehen vollkommen getrennt von den Wirbelkörpern, ebenso die Intercalarstücke. Beide legen sich in der skeletogenen Schicht hyalinknorpelig an, verkalken, resp. verknöchern später und verbinden sich endlich synostotisch mit dem Wirbelkörper, den sie von oben, unten und seitlich umwachsen. Die oberen Bogen und Intercalarstücke alterniren regelmässig mit einander und zwar ist die Basis

der letzteren (Fig. 43, *Ic*) nach oben, diejenige der ersteren (*Ob*) nach abwärts gerichtet[1]).

Die einzelnen Platten berühren sich aufs Engste, so dass ein viel homogeneres, schützenderes Knorpelrohr zu Stande kommt, als dies bei Cyclostomen und Ganoiden der Fall ist. Im Zusammenhang damit treten die Spinalnerven bei der grossen Mehrzahl der Haie durch die Platten selbst hindurch und zwar durchbohrt der motorische Ast meist einen Bogen, der sensible ein Intercalarstück. Dorsalwärts sind die Bogen, ganz ähnlich wie bei Ganoiden, meistens durch besondere, unpaare Skeletstücke, sogenannte Intercalaria spinalia, abgeschlossen, und über ihnen weg verläuft das bekannte elastische Längsband. Eigentliche Dornfortsätze im Sinne der übrigen Vertebraten fehlen den Plagiostomen.

In der hinteren Schwanzgegend entsprechen die dort auftretenden unteren Bogen in Gestalt und Lagebeziehung genau den oberen, und was ich von den Knorpelganoiden hinsichtlich der Umschliessung der Caudalgefässe mitgetheilt habe, gilt wörtlich auch für die Selachier[2]).

TELEOSTIER.

Spielt bei der Selachierwirbelsäule der Knorpel eine grosse Rolle, so tritt er bei den **Teleostiern** mehr in den Hintergrund, was in erster Linie für die Hartflosser seine Geltung hat. Die Verknöcherung entsteht hier direct in den Intercellularräumen der äusseren Chordascheide. Letztere ist wie bei Selachiern fibröser Natur und concentrisch geschichtet. Die Chorda, anfangs gleich dick, entwickelt eine deutliche Elastica interna (Fig. 44, *Ei*), ihr Gallertkörper wird aber innerhalb des Wirbelkörpers viel früher atrophisch, als bei allen andern Fischen und schrumpft zusammen.

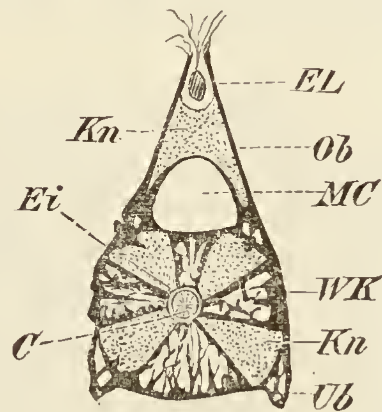


Fig. 44. Querschnitt durch einen Hechtwirbel. *C* Chorda, *Ei* Elastica interna, *WK* strahlig angeordnete Knochensubstanz des Wirbelkörpers, *Kn* knorpelige Partieen desselben, sowie des oberen Bogens, der nur eine dünne Randknochenschicht besitzt (*Ob*), *MC* Medullarkanal, *EL* elastisches Längsband, *Ub* Basalstümpfe (Rippenträger).

Zwischen je zwei Wirbeln wächst sie dagegen weiter und so ergeben sich auch hier sanduhrförmige, biconcave Wirbelkörper, welche durch fibröse Ligamenta intervertebralia verbunden sind. Zu eigentlichen Gelenkverbindungen zwischen den einzelnen Wirbelkörpern kommt es hier ebensowenig wie bei den Plagiostomen, und Lepidosteus bildet nach wie vor die einzige Ausnahme unter den Fischen. Die oberen Bogen, wovon im Gegensatz zu den Selachiern

---

1) An der Uebergangsstelle der Rumpf- auf die Schwanzwirbelsäule liegt eine bei verschiedenen Selachier-Familien verschieden grosse Zone, wo die regelmässige Segmentirung eine Störung erleidet. Die Wirbel erscheinen verkürzt und werden zu sogenannten „Halbwirbeln". Bögen und Intercalaria zeigen allerlei Unregelmässigkeiten.

2) Die Zahl der Selachier-Wirbel ist eine sehr grosse; so besitzt Alopecias vulgaris 365, Carcharias glaucus 240, Pristiurus über 140 Wirbel.

immer nur einer auf ein Muskelsegment fällt, legen sich stets knorpelig an und werden erst secundär vom Wirbelkörper aus von einer Knochenrinde *(Ob)* umwachsen. Dorsalwärts können sie zusammenschliessen oder auch nur durch das elastische Längsband *(El)* oder Bindegewebe abgeschlossen werden. Sehr häufig entwickeln sich vom Bogen aus Gelenkfortsätze und zwar ein vorderes und hinteres Paar; sie gehen zu denjenigen benachbarter Wirbel ein verschiedenes Verhältniss ein, decken sich z. B. dachziegelartig.

Die Spinalnerven treten stets zwischen den oberen Bogen aus. Der Knorpel innerhalb der letzteren kann zu Grunde gehen oder persistiren, wie auch im Wirbelkörper Knorpelelemente in sehr verschiedener, theils in concentrischer, theils in radiärer Anordnung auftreten können; das Knochengewebe sieht aus wie ausgenagt und macht durch die vielen kleinen Markhöhlen einen zarten, filigranartigen Eindruck (Fig. 44).

Die unteren Bogen der Schwanzregion, welche denjenigen der Ganoiden und Selachier homolog sind, legen sich entweder ganz oder grösstentheils knorpelig an. Weiter nach vorne zu schliessen sie ventralwärts nicht mehr zusammen und werden ganz wie bei den obengenannten Fischen zu Rippenträgern (Fig. 44, *Ub*).

Was die Zahl der Teleostierwirbel anbelangt, so ist sie keine so grosse wie bei Haien und Ganoiden. Der Aal hat allerdings circa 200, doch beläuft sich die Zahl bei den übrigen Teleostiern im Allgemeinen selten über 70—80.

Ehe wir uns jetzt zu der Wirbelsäule der Amphibien wenden, müssen wir noch dem **Schwanz-Abschnitte** der Fischwirbelsäule ganz besondere Aufmerksamkeit schenken, da wir hier Bildungen begegnen, die sowohl vom embryologischen, wie vom phylogenetischen Standpunkt aus vom höchsten Interesse sind. Das ursprünglichste Verhalten zeigt die Schwanzwirbelsäule des Amphioxus, der Cyclostomen und der Dipnoër. Hier läuft die Chorda dorsalis vollkommen gerade bis ans Hinterende des Körpers und wird ganz symmetrisch von der Schwanzflosse umgeben. Fig. 45.

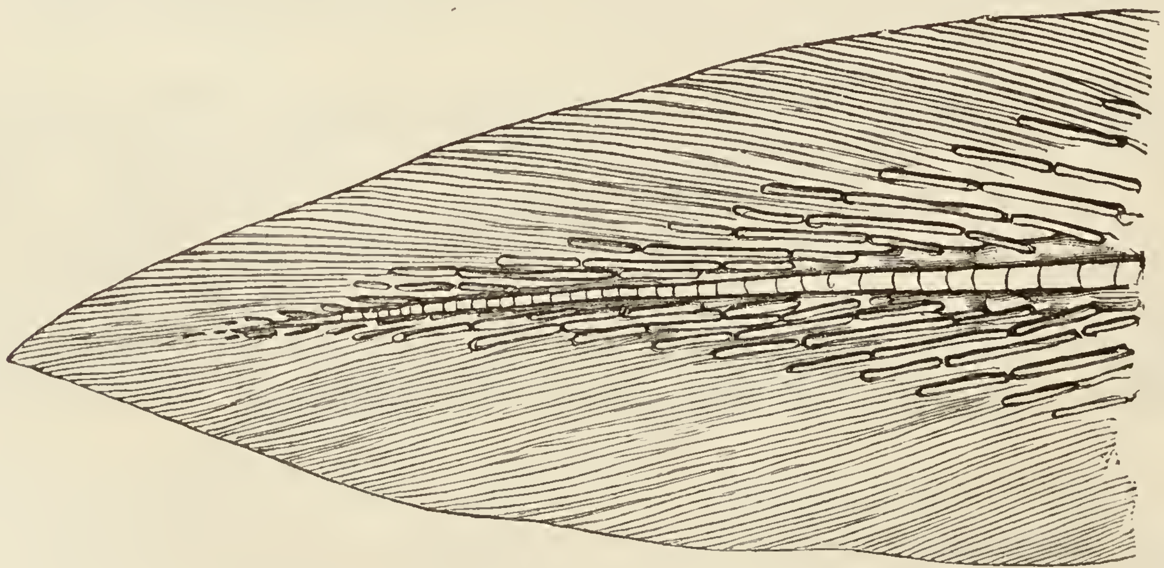


Fig. 45. Schwanz von Protopterus.

Dasselbe Verhalten tritt uns bei devonischen Fischen und in den Jugendstadien der Knochenfische entgegen (**homocerker Fischschwanz**). Erst später krümmt sich die Chorda nach oben d. h. dorsalwärts um und zugleich erscheint die Schwanzflosse

an ihrem hinteren ventralen Saum schwach eingebuchtet (**heterocerker Fischschwanz**). Die dorsale Abweichung der Schwanzwirbelsäule kann eine sehr bedeutende und äusserlich sofort erkennbare sein, wie bei den meisten Selachiern und Ganoiden, sowie z. B. bei den fossilen Gattungen Palaeoniscus, Amblypterus, Acrolepis u. a. (Fig. 46), oder existirt eine äusserlich mehr oder weniger sym-

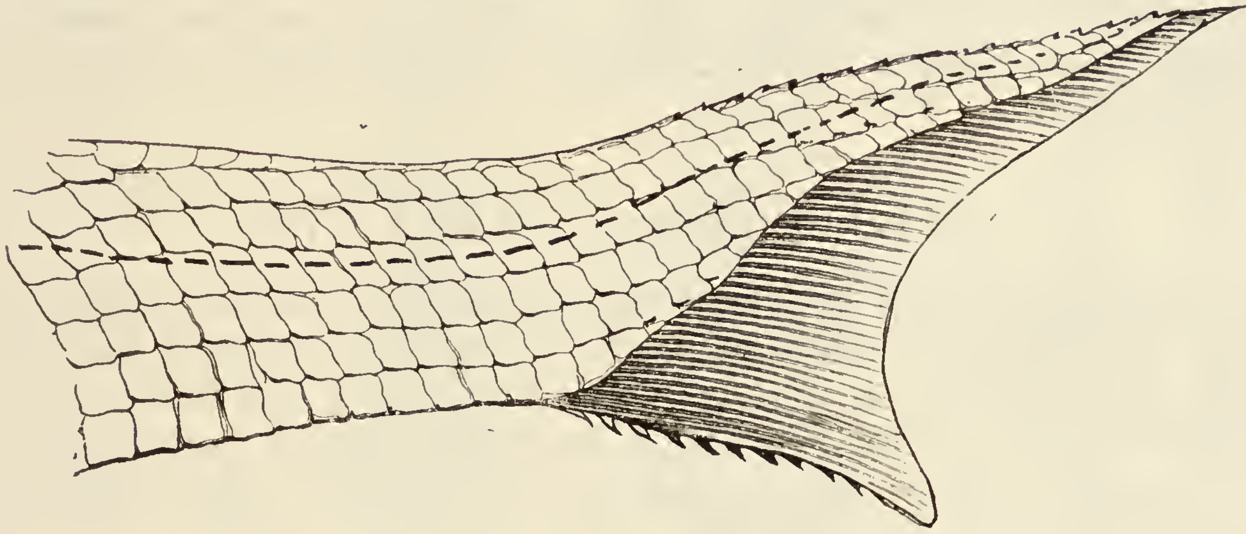


Fig. 46. Acrolepis Sedwicki, *Ag.* Aeussere Heterocerkie.

metrische Schwanzflosse, der aber, wie die Präparation erkennen lässt, eine innere Heterocerkie der Wirbelsäule und der Flossenträger zu Grunde liegt. Fig. 47.

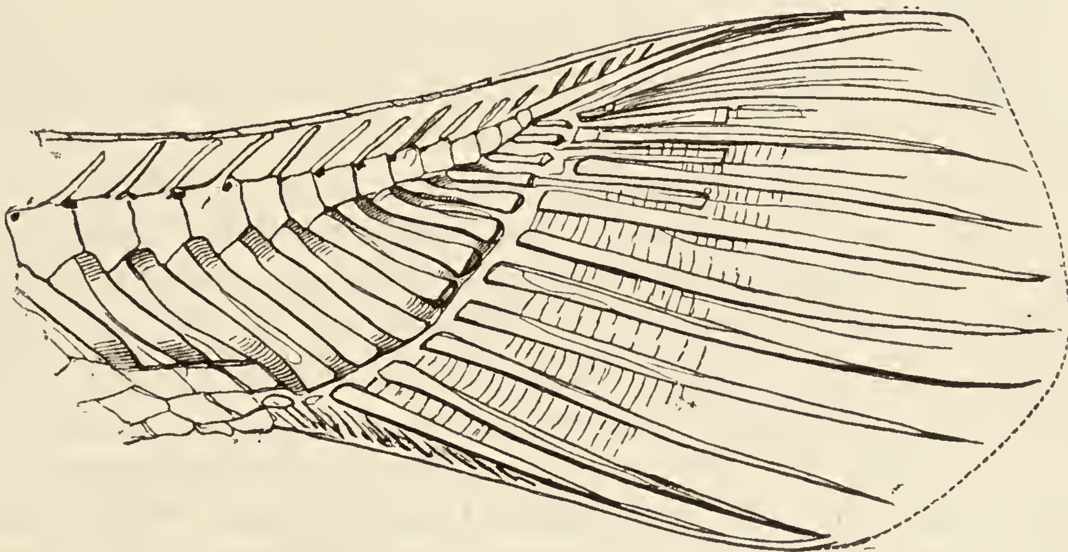


Fig. 47. Schwanz von Lepidosteus.

Dies gilt z. B. für Lepidosteus, Amia, Salmo, Esox, Cyprinus u. a. Ein Beispiel von nur sehr wenig ausgeprägter innerer Heterocerkie liefert Polypterus. Auch für diese verschiedenen Grade der Heterocerkie bietet die Entwicklungsgeschichte der Teleostier Parallelen und man kann somit sagen, dass die Teleostierschwänze zuerst homocerk und dann heterocerk sind, um sich endlich wieder der Homocerkie zu nähern.

Das allmählige Schwinden der Heterocerkie hat man sich so zu denken, dass der obere Lappen der Schwanzflosse und mit ihm die in ihn eindringende Chorda allmählig atrophirt, worauf das letzte Wirbelsäulenende verknöchert. Der Abschluss kann mit einem einfachen Wirbelkörper geschehen, oder mit Bildung eines ungegliederten, längeren oder kürzeren griffelförmigen Knochens (Urostyle), welcher sich um die Chorda herum entwickelt. Während dieses Vorgangs kann sich der ventrale Lappen auch

nach oben ausdehnen und gleichzeitig findet eine regelmässige Ausbreitung der Flossenstrahlen statt. (Kölliker.)

Bei vielen Teleostiern, Ganoiden und allen Dipnoërn hört die Chorda sammt ihren beiden Scheiden in grösserer oder geringerer Entfernung vom Schwanzende scharf zugespitzt auf und wird durch einen, über ihr letztes Ende gleichsam kappenförmig herübergestülpten, hyalinknorpeligen Stab fortgesetzt (vergl. Fig. 45). Derselbe verläuft unter allmähliger Verjüngung bis zur äussersten Schwanzspitze und zeigt sich in seinem ganzen Laufe segmentirt. Wir werden einem ähnlichen Verhalten bei den Urodelen wieder begegnen.

b) Wirbelsäule der Amphibien.

Entsprechend dem ganzen Organisationsplan dieser Klasse, wo es sich um die allmählige Herausbildung eines Halses und um eine Befestigung des Beckens an der Wirbelsäule handelt, zerfällt letztere nicht nur wie bei Fischen in einen Rumpf- und Schwanztheil, sondern auch noch in einen Cervical- oder Halstheil, sowie in einen Sacral- oder Kreuzbein-Abschnitt. Der Rumpftheil ist gewöhnlich einheitlichen Characters und zerfällt nur selten in einen grösseren, vorderen, mit Rippen ausgestatteten Abschnitt (Pars thoracica) und, wie z. B. bei Spelerpes, in eine kleinere, hintere, rippenfreie Partie (Pars lumbalis) (vergl. pag. 63 Anm.). Die Abgrenzung in diese fünf Regionen lässt sich von den Urodelen an im Allgemeinen bis zu den Säugethieren hinauf durchführen

Wenn wir auch in der Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule von Lepidosteus gewisse Anknüpfungspunkte an diejenige der **Urodelen** finden, so unterscheidet sich letztere doch dadurch scharf von der Ganoiden- und Selachierwirbelsäule, dass sie ihre Entstehung nicht von der Chordascheide aus nimmt, sondern vorzugsweise im umgebenden Bindegewebe. Die Chorda selbst wird dabei, wie bei den Fischen, intravertebral eingeschnürt, während sie intervertebral ausgedehnt bleibt und sich mit dem Wachsthum des Körpers weiter entwickelt (viele Urodelen). Daraus resultirt wieder die uns schon bekannte Form der amphicoelen, sanduhrförmigen Wirbelkörper, welche in den jüngsten Embryonalstadien durch die Chorda wie durch Commissuren verbunden werden. Bald jedoch entwickelt sich, und zwar ebenfalls ausserhalb der Chordascheide, intervertebraler Knorpel, der um so mehr centralwärts vorwuchert, je älter das Thier wird. Die Chorda wird dadurch mehr und mehr zusammengeschnürt. bis sie schliesslich, wenn die Knorpelmassen in der Mittellinie zusammengewachsen sind, ganz zum Schwund gebracht wird. (Vergl. Fig. 48, *A—D*).

Endlich tritt ein Differenzirungs-, sowie ein von der Peripherie her fortschreitender Resorptionsprocess im Knorpel auf; in seinem Innern kommt es zur Bildung einer Gelenkhöhle und im fertigen Zustand besitzt der Wirbelkörper der höheren Urodelen vorne einen von Knorpel überzogenen Gelenkkopf, hinten dagegen eine von Knorpel ausgekleidete Pfanne (**opisthocoeler Wirbelcharacter**).

Somit besteht das Bindemittel zwischen den einzelnen Wirbeln zuerst aus der Chorda, dann aus dem intervertebralen Knorpel und erst zuletzt kommt es zu einer gelenkigen Verbindung zwischen den einzelnen Wirbeln. Diese drei Entwicklungsstadien finden ihre voll-

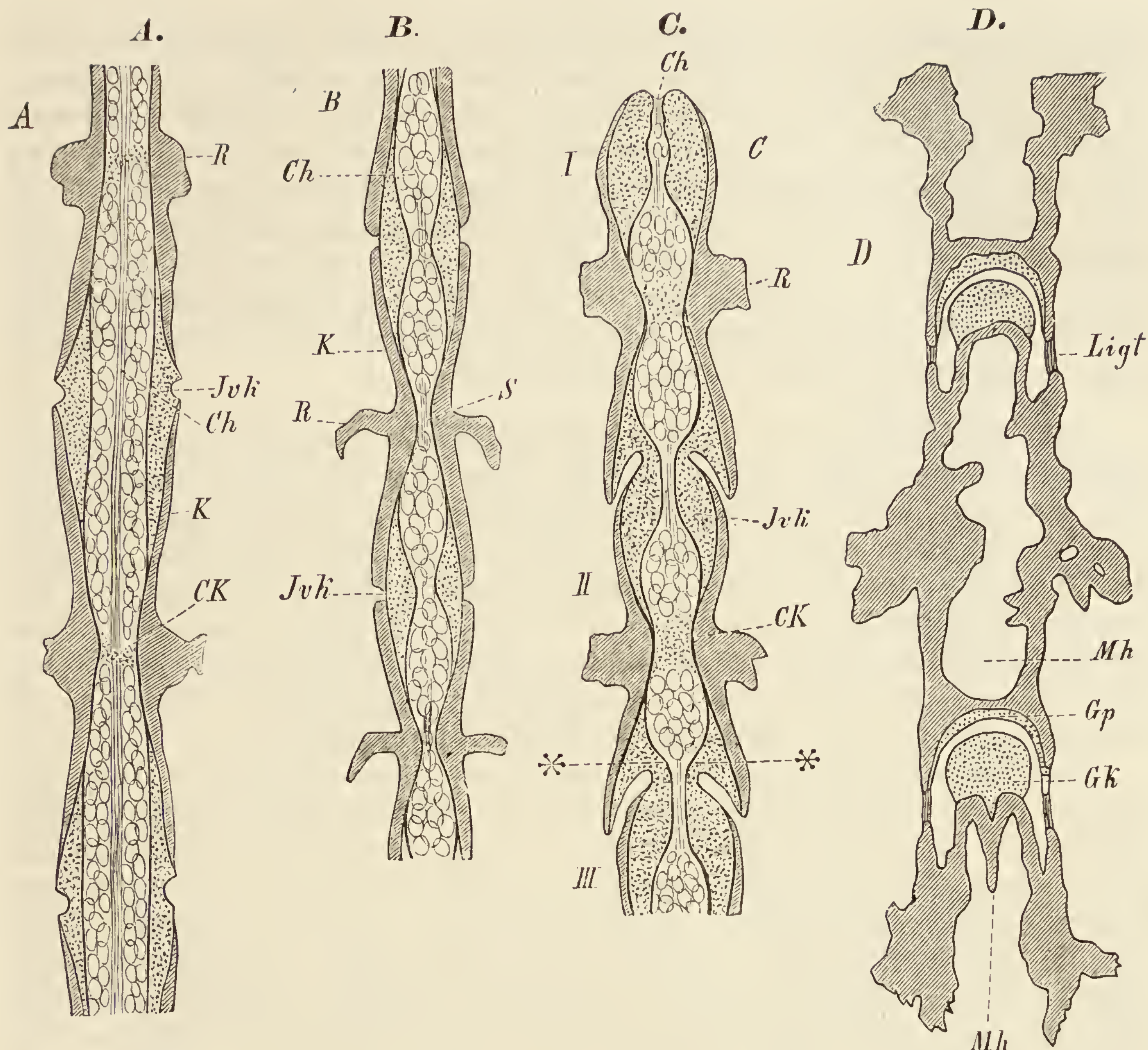


Fig. 48. Längsdurchschnitte durch die Wirbelsäule einiger Urodelen. *A* von Ranodon sib., *B* von Amblystoma tigrinum, *C* von Gyrinophilus porphyr. (die drei vordersten Wirbel *I*, *II*, *III*), *D* von Salamandrina perspic. *Ch* Chorda, *Jvk* Intervertebralknorpel, *CK* Intravertebrale Knorpel- und Fettzellen, *K* Peripherer Knochenmantel des Wirbelkörpers, *R* Rippen und Querfortsätze, *S* intravertebrale Einschnürung der Chorda bei Amblystoma tigr. ohne Knorpel- und Fettzellen. ** Die intervertebral liegenden Knorpelcommissuren. *Mh*, *Mh* Markhöhlen, *Gp*, *Gk* Gelenkpfanne und Gelenkkopf. *Ligt* Ligamenta intervertebralia.

kommene Parallele in der Stammesentwicklung der geschwänzten Amphibien, indem sowohl alle fossilen Formen, wie z. B. die Stegocephalen (Mikrosaurier) und die Labyrinthodonten, als auch die niedersten Typen der heutigen Urodelen d. h. die Ichthyoden und Derotremen (auch viele Salamandrinen gehören noch hierher) einfach biconcave Wirbelkörper ohne Differenzirung von Gelenkköpfen aufweisen. Die höchste Entwicklungsstufe erreicht die Wirbelsäule bei den **Tritonen** und bei der denselben nahe verwandten **Salamandrina perspicillata** [1]).

Ueberblickt man den Bildungsmodus der Urodelenwirbelsäule [2]), so wird man sich des Gedankens nicht erwehren können, dass sie die meisten

1) Interessant ist, dass bei Triton helveticus die Chorda an der Schwanzspitze in Form eines kurzen Fädchens frei ausläuft, ohne dass sich in ihrer Circumferenz Wirbel entwickeln.

2) Auf ausserordentlich niedriger, sozusagen embryonaler Entwicklungsstufe („Rhachitomer Character": Cope) und in vielen Punkten an diejenige der Dipnoi erinnernd, stand

Anknüpfungspunkte an diejenige der Teleostier besitzt. Dennoch darf man, angesichts der sonstigen fundamentalen Abweichungen beider Thierformen, an keine Ableitung von einander denken, sondern muss vielmehr annehmen, dass die Urodelen von Thierformen abstammen, welche zu den Ganoiden und Dipnoërn verwandtschaftliche Beziehungen besessen haben müssen. Dass dieselben eine sehr alte Thierform repräsentiren, beweisen uns die zahlreichen, schon in der Kohlenformation massenhaft sich findenden Stegocephalen, obgleich man letztere nicht als die direkten Vorfahren der heutigen Urodelen, sondern nur als einen Seitenzweig der uns bis jetzt noch unbekannten Urform zu betrachten hat.

Die Entwicklung der **Anurenwirbelsäule** unterscheidet sich dadurch von derjenigen der Urodelen, dass der bei den letzteren nur intervertebral auftretende Knorpel hier auch vertebral auftritt, kurz die Wirbelkörper der Anuren sind genau wie diejenigen der Selachier, Knochenganoiden und der höheren Vertebraten knorpelig praeformirt. Stets kommt es zu ächten Gelenkbildungen zwischen den einzelnen Wirbeln und zwar entwickelt sich der Gelenkkopf am hinteren Wirbelende, während am vorderen die Gelenkpfanne entsteht (**procoeler Wirbelcharacter**)[1].

Ein weiterer Gegensatz zu den Urodelen liegt darin, dass die Chorda intravertebral länger persistirt als intervertebral, ein Verhalten, das zu den Reptilien hinüberführt und das auch bei gewissen fossilen Urodelen, so z. B. bei Branchiosaurus, Melanerpeton und Pelosaurus beobachtet wird (Credner). In der ersten Anlage ist die Wirbelsäule der Anuren mit einem langen Caudaltheil versehen, was ein Blick auf jede Froschlarve darthut. Später unterliegt derselbe einer regressiven Metamorphose und wird zu der Zeit, wo das Thier aufs Trockene geht, schliesslich ganz resorbirt[2]. Damit ist aber der Reductionsprocess noch nicht beendigt, sondern erstreckt sich noch auf eine ganze Reihe innerhalb des Rumpfes hinter der Sacralgegend gelegener Wirbel, welche sich zu einem dolchartigen Knochen, dem sog. Steissbein (Os coccygis), synostotisch mit einander verbinden. Fig. 49, *Oc*.

Die Spuren einer früheren Trennung sind im vordersten Abschnitt dieses Knochenstabes hie und da noch durch rudimentäre Querfortsätze und Spinallöcher angedeutet, so z. B. bei Discoglossus pictus und Bombinator. (*Ptc*)[3].

---

die Wirbelsäule gewisser Schuppenlurche aus der Permformation, sowie diejenige von Archegosaurus. Hier wie dort handelt es sich um eine ganz gleichmässig ausgedehnte Chorda dorsalis, in deren Circumferenz sich bei Archegosaurus an jedem Wirbel ein knöcherner Bogen mit Gelenkfortsätzen, zwei seitliche und ein basales Stück entwickelten (Credner).

1) Dieser Modus der Wirbelbildung gilt nicht als durchgehende Regel, insofern bei Pipa, Bombinator, Discoglossus und Alytes wie bei Urodelen ein opisthocoeler Typus zu beobachten ist; auch kann der Charakter individuell bei einzelnen Wirbeln wechseln (Pelobates), so dass sich Anklänge an Chelonier ergeben.

2) Bezüglich der hierbei in Betracht kommenden, feineren Vorgänge verweise ich auf das Lymphgefässsystem und speciell auf das physiologische Verhalten der Leukocyten.

3) Es ist von Interesse und erinnert an die Ganoiden, dass bei den Amphibien der Trias und des Jura Wirbelbogen und Wirbelkörper von

Was die oberen Bogen der Amphibienwirbelsäule anbelangt, so entstehen sie bei Anuren wie bei Urodelen in direktem Zusammenhang mit dem vertebralen resp. intervertebralen Knorpel und ganz dasselbe gilt auch für die nur bei Urodelen im Caudaltheil vorkommenden unteren Bogen. Diese treten gewöhnlich vom zweiten oder dritten Caudalwirbel an auf und schliessen häufig ventralwärts, anfangs fibrös, später knöchern zusammen. Die unteren Bogen der Urodelen sind Bildungen ganz eigener Art und keineswegs als modificirte Querfortsätze oder Rippen aufzufassen, denn beide existiren noch neben denselben an den zwei bis drei vordersten Caudalwirbeln, ja von den Querfortsätzen erhalten sich Spuren bis zur Schwanzspitze hin. Ihrer ganzen Lage nach kann man sie den Basalstümpfen der Ganoiden, Selachier und Dipnoër für homolog erklären. Bei Vorhandensein eines Ruderschwanzes sind die Caudalwirbel seitlich sehr zusammengedrückt und stellen hohe, sagittal gestellte Lamellen dar.

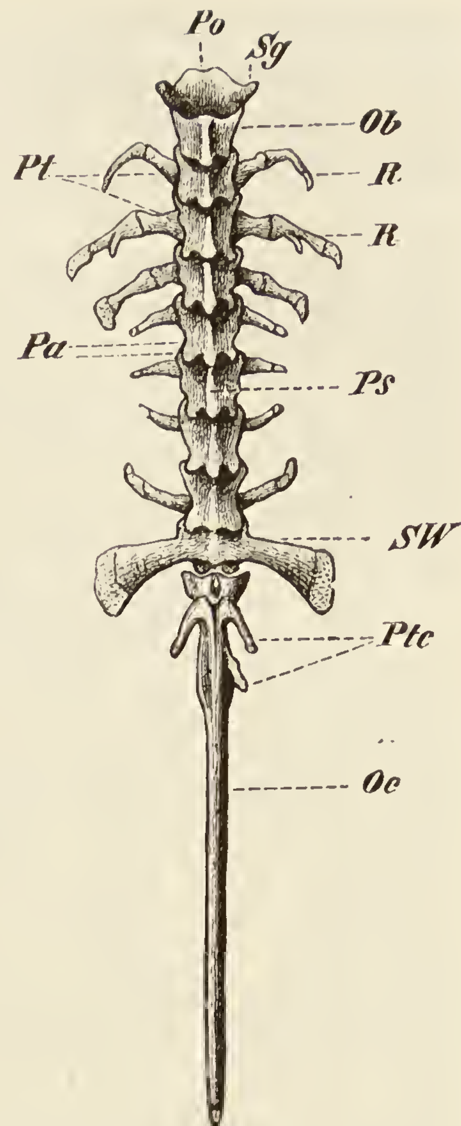


Fig. 49. Wirbelsäule von Discoglossus pictus, *Pa* Processus articulares, *Ps* Processus spinosi, *Pt* Processus transversi der Rumpfwirbelsäule, *Ptc* Processus transversi der Caudalwirbelsäule (*Os* coccygis, *Oc*) *SW* Sacralwirbel, *Ob* oberer Bogen des ersten Wirbels, *Sg* seine seitlichen Gelenkflächen, *Po* sein vorderer Fortsatz, *R* Rippen.

Die sehr mannigfach gestalteten, bei Urodelen hie und da gabelig in einander greifenden Dornfortsätze können bei Molchen[1]) zu stattlichen Kämmen auswachsen, während sie bei den Anuren im Allgemeinen einen unscheinbaren, niedrigeren Charakter besitzen (Fig. 49, *Ps*). Bei allen Amphibien sind sie mit den Wirbelbogen synostotisch verbunden und entstehen als Auswüchse derselben. Letzteres gilt auch für die vom zweiten Wirbel d. h. vom ersten Rumpfwirbel an auftretenden Querfortsätze *(Pt)*, welche in der Regel mit zwei Wurzeln, einer oberen und einer unteren, entspringen. Letztere entsteht vom Corpus, die andere vom Arcus vertebrae, ein Verhalten, auf das ich erst bei Besprechung der Rippen näher eingehen kann. Sie fungiren als Rippenträger und sind im Allgemeinen schief nach aussen und hinten gerichtet. Bei Urodelen nehmen sie von vorne gegen die Mitte des Rumpfes allmählig an Grösse zu, um dann allmählig wieder schwächer und in der Regio caudalis ganz rudimentär zu werden. Bei Anuren, besonders bei Pelobates, sind die drei vordersten Paare von Querfortsätzen sehr stark entwickelt, vom vierten an erfolgt ziemlich rasch

---

einander getrennt oder doch nur bindegewebig und knorpelig mit einander verbunden waren. Dies gilt in gleicher Weise für Ganocephalen, für Stegocephalen und Labyrinthodonten. (Vergl. die Anmerkung auf pag. 59.)

1) Dies gilt in gleicher Weise für die an der Ventralseite des Urodelen-Schwanzes sich entwickelnden Dornfortsätze.

eine Grössenabnahme und zugleich sind dann die Fortsätze nach vorne und aussen gerichtet. Eine besonders stattliche Entwicklung zeigen bei sämmtlichen Amphibien die Querfortsätze des Sacralwirbels, denn das Kreuzbein ist in der Regel (nur bei Menopoma und in seltenen Fällen bei Salamandra mac. besteht es aus zwei Wirbeln) nur durch einen einzigen Wirbel vertreten. Bei Anuren breiten sich die Querfortsätze derselben zu starken Platten mit hyalinknorpeligem Saum aus, unter unseren einheimischen Anuren am wenigsten bei Rana, am mächtigsten entfaltet bei Pelobates, namentlich aber bei den Aglossa. Bombinator, Discoglossus u. a. stehen in der Mitte. (Fig. 49, *SW.*) Ueber die mechanische Bedeutung dieses Verhaltens vergl. die Anatomie des Beckens.

Die Urodelen zeigen jene Fortsätze viel weniger stark ausgeprägt.

An jedem Wirbel unterscheidet man bei allen Amphibien zwei Paare von Gelenkfortsätzen (Processus articulares s. obliqui), welche an der vordern und hinteren Circumferenz der Basis des Wirbelbogens angeordnet sind und mit überknorpelten Flächen von Wirbel zu Wirbel dachziegelartig übereinandergreifen (Fig. 49, *Pa*). Rechnet man dazu noch das Verhalten der Dornfortsätze, die, wie oben erwähnt, bei manchen Urodelen mit einander artikuliren können, so lässt sich verstehen, wie aus der in ihren einzelnen Gliedern nur wenig beweglichen Wirbelsäule der Ganoiden und Selachier bei Amphibien, wie vor allem bei Urodelen, eine elegante, in ihren einzelnen Stücken leicht bewegliche Kette geworden ist, welche in letzter Instanz zurückzuführen ist auf die veränderte, dem Landleben angepasste Bewegungsart des Thieres.

Es erübrigt noch auf den ersten Rumpfwirbel, die einzige Vertebra cervicalis der Amphibien, einen Blick zu werfen. Durch seine Beziehungen zum Schädel ist er in einer Weise modificirt, wie dies nirgends in der Reihe der Fische zur Beobachtung kommt. Von den Amphibien an macht sich von Seiten der Halswirbelsäule und des Schädels das Bestreben bemerklich, eine immer freiere Beweglichkeit zu erreichen. Der erste Wirbel der Amphibien zeichnet sich den übrigen Wirbeln gegenüber im Wesentlichen durch negative Charaktere aus, indem er nur einen einfachen Ring darstellt mit einem schwach entwickelten Wirbelkörper; Querfortsätze und Rippen fehlen in der Regel, oder sind sie, was die ersteren anbelangt, doch nur rudimentär vorhanden. In guter Ausprägung (in welchem Fall dann auch Rippen existiren) kommen sie nur äusserst selten vor (Salam. atra). Seine directe Anlagerung an den Schädel hat diesem Wirbel den Namen Atlas verschafft, jedoch mit Unrecht, da der eigentliche Atlas der Amphibien d. h. der erste Wirbel der übrigen Vertebraten, wohl ursprünglich als discrete Masse sich anlegt, später aber seine Selbständigkeit aufgibt und mit dem Occipitaltheil des Schädels zu einer Masse zusammenfliesst. Aus diesem Grunde ist der sogenannte Atlas der Amphibien kein solcher, sondern entspricht dem Epistropheus der höheren Vertebraten, d. h. dem zweiten Wirbel derselben. Er besitzt an der vorderen Circumferenz seines unteren Bogens einen schaufelartigen, an seiner ventralen Fläche von Knorpel überzogenen Fortsatz (Proc. odontoides aut. Fig. 49, *Po*), der mit der Basalplatte des Schädels artikulirt. Seine Entwicklungsgeschichte beweist, dass er aus dem hintersten Abschnitt der verknorpelnden Schädelchorda entsteht, indem letztere sich aus der Basalplatte allmählig herausschnürt, um späterhin syno-

stotisch mit dem Wirbel zu verschmelzen (Ph. Stöhr). Rechts und links vom Proc. odontoides liegen zwei mit den Occipitalhöckern des Schädels articulirende Gelenkfacetten *(Sg)*, die als umgewandelte Proc. transversi aufzufassen sind. Processus articulares sind nur am hinteren Umfang entwickelt.

Siren lacertina und die Anuren besitzen nur einen minimalen, an seiner vordern Circumferenz eingeschnittenen Proc. odontoides und bilden so den Uebergang zu den Gymnophionen, denen jede Spur eines Zahnfortsatzes fehlt (Wiedersheim). Aus diesem Grunde findet bei ihnen wie bei Anuren die Verbindung mit dem Schädel nur mittelst der beiden seitlich von einer medianen Incisur gelegenen Gelenkfortsätze statt. In ihren übrigen Wirbelcharakteren stimmen die Gymnophionen im Wesentlichen mit den niedersten Formen der Urodelen überein d. h. sie besitzen auch tief biconcave, durch die Chorda und spärlichen Intervertebralknorpel verbundene Wirbelkörper. Bezüglich der Querfortsätze ist zu bemerken, dass ihre obere, vom Bogen entspringende, kleinere Wurzel von der tief basalwärts am Wirbelkörper liegenden grösseren Wurzel durch ein weites Intervall getrennt ist, während bei Urodelen beide Spangen durch eine hie und da (Perennibranchiaten) von einem For. transversarium durchbrochene, dünne Knochenbrücke verbunden werden. Die bei Gymnophionen an der Ventralseite der Wirbelkörper liegenden messerscharfen, in einem gegenseitigen Articulationsverhältnisse stehenden Kämme finden sich unter den Urodelen nur bei Siren lacertina; bei Aphiuma und noch mehr bei Salamandrinen sind die Verhältnisse schon verwischter, beziehungsweise gar nicht mehr zu erkennen. Der Halstheil der Gymnophionenwirbelsäule besteht, wie bei den Amphibien überhaupt, nur aus einem Wirbel, während sich der Rumpfabschnitt aus einer sehr grossen, Zahl von Wirbeln componirt (bis zu 250 und mehr). Entsprechend dem Mangel eines Extremitätengürtels zerfällt die Wirbelsäule in einen Hals-, Rumpf- und sehr reducirten Caudalabschnitt (vergl. die Ophidier).

Was die Zahl der den einzelnen Regionen der Columna vertebralis angehörigen Wirbel betrifft, so beläuft sie sich bei den heutigen Anuren constant auf acht praesacrale und einen sacralen Wirbel, welch' letzterer, wie oben bemerkt, entweder noch wohl differenzirt oder mit der Masse des dahinterliegenden Steissbeins untrennbar zusammengeflossen ist. Die Frösche des Diluviums und der Tertiärzeit besassen im Ganzen elf wohl differenzirte Wirbel, wovon zwei auf das Steissbein kamen. Viel schwankender sind die Zahlenverhältnisse der Urodelenwirbel, wovon ich hier einige übersichtlich zusammenstellen will. Ich bemerke aber dazu, dass sogar bei Individuen einer und derselben Art Schwankungen vorzukommen pflegen.

	Halswirbel	Stammwirbel	Sacralwirbel	Caudalwirbel	Summe aller Wirbel
Salmandrina perspic. . .	1	13	1	32—42	47—57
Triton cristatus	1	15	1	36	53
Triton helveticus . . .	1	12	1	23—25	37—39
Spelerpes fuscus	1	14[1]	1	23	39

1) Es ist dies der mir einzig bekannte Fall, wo sich bei Urodelen eine rippenlose Pars lumbalis unterscheiden lässt.

Eine viel grössere Zahl von Wirbeln findet sich bei Perennibranchiaten und Derotremen, so besitzt z. B. Siren lacertina circa 100, Proteus 60 u. s. w.

Zum Schluss sei noch erwähnt, dass auch bei vielen Urodelen jener uns von den Fischen her bekannte segmentirte Knorpelstab hinter der früher schon endigenden Chorda auftritt. Derselbe verlängert sich in der Brunstzeit, so wenigstens bei Pleurodeles Waltlii, (Fraisse).

c) Wirbelsäule der Reptilien.

Ihre Wirbelsäule lehnt sich insofern an diejenige der Anuren an, als sie knorpelig praeformirt ist, ein Verhalten, was von jetzt an aufwärts in der Thierreihe immer mehr zur Geltung kommt. Die Chorda bleibt wie bei Anuren vertebral länger ausgedehnt als intervertebral und nur Hatteria, die Ascalaboten und gewisse fossile Saurier machen eine Ausnahme von dieser Regel, insofern bei ihnen ein intervertebrales Chordawachsthum stattfindet, woraus die uns schon von den Fischen und niederen Urodelen her bekannte biconcave Wirbelform resultirt. Während also bei diesen Formen die Chorda zeitlebens in extenso erhalten bleibt, geht sie bei allen übrigen Reptilien nach vollendetem Wachsthum spurlos verloren und an ihre Stelle tritt dichtgefügtes oder von Markräumen durchzogenes Knochengewebe. Dadurch erhält die ganze Wirbelsäule einen viel compacteren, derberen Charakter, als wir ihn bei Amphibien beobachtet haben. Zugleich differenziren sich die intervertebralen Knorpelmassen in Kopf und Pfanne und zwar kann der **procoele** Typus im Allgemeinen für die Reptilien als Regel gelten. Eine Ausnahme machen, abgesehen von den obengenannten Sauriergeschlechtern, nur die Crocodilier, insofern es bei ihnen, ähnlich wie bei Vögeln und Säugern, zur Bildung von intervertebralen Bandscheiben kommt. Fig. 50, *IS*.

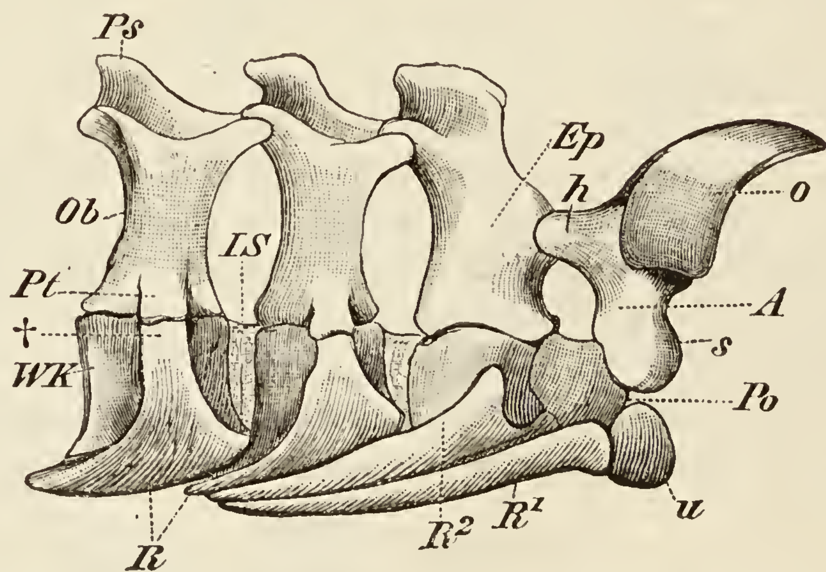


Fig. 50. Vorderer Abschnitt der Wirbelsäule eines jungen Krokodils. *WK* Wirbelkörper, *Ob* obere Bogen, *Ps* Processus spinosi, *IS* Intervertebralscheiben, *Pt* Processus transversi, von der Bogenwurzel entspringend und bei † mit den Rippen (*R*, R^1, R^2) articulirend, *A* Atlas, *o*, *s*, *u* sein oberes, seitliches und unteres Stück, *Ep* Epistropheus, bei *h* mit den Seitentheilen des Atlas articulirend, *Po* Processus odontoides.

Sehr variable, ja sogar individuell schwankende Verhältnisse zeigt die Wirbelsäule der Schildkröten; es können hier in einem und demselben Thier procoele, amphicoele, opisthocoele, ja selbst biconvexe Wirbel mit knorpeligen, von der Chorda durchsetzten Intervertebral-

scheiben in bunter Reihenfolge mit einander abwechseln. Zuweilen kommt es im Schwanz- und Halstheil nicht einmal zur Herausbildung eigentlicher Gelenke, und die Wirbelsäule bleibt so gewissermaassen auf embryonaler Stufe stehen (Seeschildkröten).

Charakteristisch für sämmtliche Reptilien der Jetztzeit ist das Vorhandensein eines Atlas und Epistropheus, an die sich dann in der Regel noch eine längere d. h. aus zahlreicheren Stücken bestehende Halswirbelsäule anschliesst. Darauf folgt ein Brust- und bei manchen auch noch ein Lendentheil. Der Sacraltheil umfasst bei allen recenten Reptilien mindestens zwei Wirbel und der Caudalabschnitt beherbergt häufig eine sehr grosse Wirbelzahl, so vor allem bei Sauriern und Crocodiliern.

Die einzige Ausnahme hievon machen die Schlangen und Amphisbaenen, wo man, wie bei Gymnophionen, nur einen Hals-, Rumpf- und Caudaltheil unterscheiden kann.

Die Wirbelkörper und -bogen der Ophidier, Lacertilier und Chelonier sind synostotisch mit einander verbunden, bei Crocodiliern aber bleiben sie durch eine Naht getrennt. Dasselbe wird ausnahmsweise auch bei Cheloniern, z. B. bei Chelone midas, beobachtet. Die bei den Urodelen auftretenden Fortsätze, die Processus spinosi, transversi und articulares, begegnen uns auch bei Reptilien in ganz ähnlicher Form und Anordnung (Fig. 50, *Ob*).

Die Processus transversi entspringen bei Ascalaboten und Crocodiliern, wie wir dies auch bei Urodelen beobachtet haben, jederseits paarig d. h. mit einer Spange aus der Wurzel des Bogens, mit der andern tief basalwärts am Wirbelkörper. Bei Ascalaboten erscheinen sie sehr rudimentär, nur als kleine Rauhigkeiten, bei Crocodiliern dagegen wächst die obere Spange, je weiter wir an der Wirbelsäule nach rückwärts gehen, umsomehr zu einem cylindrischen Stabe aus. Fig. 50, *Pt.* Bei Lacerta existirt nur ein der Bogenwurzel anliegender Querfortsatz von wechselnder Grösse; so ist er z. B. an den Rumpfwirbeln kaum entwickelt, während er in der Halsgegend an Grösse zunimmt. Was man an der Halswirbelsäule der Chelonier früher dafür gehalten hat, sind festgewachsene Rippen (C. K. Hoffmann). Bei Ophidiern sind deutliche Facetten vorhanden, eine obere und eine untere, sie können auch sanduhrförmig in eine zusammenfliessen (vergl. die Rippen). Wie bei Urodelen, so sind auch bei Reptilien die das Becken tragenden Querfortsätze der Sacralwirbel besonders kräftig entwickelt. Dies gilt in erster Linie für die Crocodilier, wo es zu einer Abgliederung derselben vom Wirbelkörper kommt. Es ist übrigens wahrscheinlich, dass sie morphologisch nicht allein Querfortsätzen, sondern auch zugleich Rippen entsprechen. Dafür spricht die Art ihrer Verbindung mit den zugehörigen Wirbeln. Bei manchen Lacertiliern (Iguanen) und Schlangen entwickelt sich von der Mitte der vorderen Circumferenz des Wirbelbogens noch ein accessorischer Gelenkfortsatz (Zygosphen), der in eine entsprechende Grube (Zygantrum) an der Hinterfläche des nächstvorderen Bogens eingreift.

Im Caudaltheil der Reptilien-Wirbelsäule finden sich, ganz wie bei Urodelen, untere Bogen mit Dornfortsätzen in weitester Verbreitung. Bei Ophidiern, z. B. bei Tropidonotus natrix, sind sie ventralwärts nicht geschlossen, sondern stellen von vorn nach hinten immer

tiefer eingeschnittene Gabeln dar, in welche die Caudalgefässe eingebettet sind.

Bei Crocodiliern sind sie ventralwärts geschlossen und spiessartig ausgezogen; sie sitzen am äussersten Hinterrand des Wirbelkörpers und theilweise auch noch am Intervertebralknorpel. Bei vielen Lacertiliern wird die Mitte eines jeden Schwanzwirbels von einer unverknöcherten, queren Scheidewand durchsetzt, so dass der Schwanz, wenn er rasch angefasst wird, stets an einer solchen Stelle abbricht.

Mit unteren Bogen nicht zu parallelisiren, sondern Bildungen ganz eigener Art sind die bei Lacertiliern, Crocodiliern und Ophidiern an der Ventralseite der Wirbelkörper entspringenden unteren dornartigen Fortsätze. Bei Lacerta und Anguis finden sie sich in Form von messerscharfen Kämmen vom Atlas bis zum siebenten Halswirbel, bei Tropidonotus natrix dagegen, wo sie viel stärker sind, setzen sie sich noch weit in den Rumpf hinein fort, wobei sie immer kleiner werden, um in Form von ganz niedrigen Leisten hinter der Rumpfmitte endlich aufzuhören. Diese Bildungen sind interessant, weil sie bei Vögeln wieder vorkommen.

Die Ventralfläche der ersten fünf Wirbel von Emys europ. ist scharfkantig und trägt hinten eine, durch eine Sutur abgegliederte, kurze Gabel, die vielleicht mit den eben besprochenen Bildungen der Ophidier verglichen werden kann. Dahin gehören auch die theils paarigen, theils unpaaren Protuberanzen an der Ventralfläche der Halswirbelsäule von Crocodiliern. Vom Epistropheus an bis zum zwölften oder dreizehnten Wirbel, wo sie allmählig verstreichen, sich erstreckend, sind sie stets durch Knorpelplatten vom Wirbelkörper abgesetzt.

Eine ganz besondere Beachtung verdient die Wirbelsäule der Chelonier, da ein grosser, acht Wirbel umfassender Theil von ihr in synostotische Beziehungen zu den Hautknochen des Rückenschildes tritt und so in seinen einzelnen Theilen starr und unbeweglich wird (vergl. das Hautskelet).

Was den Atlas und Epistropheus anbelangt, so tragen sie wie bei Urodelen keine Rippen, eine Ausnahme davon machen nur die Crocodilier, bei welchen sowohl der ventrale Bogen des Atlas, als der Zahnfortsatz des Epistropheus stattliche, die nächstfolgenden Halsrippen an Länge bedeutend übertreffende Rippen trägt. (Fig. 51, R^1, R^2).

Der eigentliche Körper des Epistropheus entbehrt der Rippen. Der Atlas *(A)* besteht bei den Crocodiliern aus vier Stücken, nämlich aus dem basalwärts liegenden, ventralen Atlasbogen *(u)*, zwei Seitentheilen *(A)* und einem mit letzteren durch Faserknorpel verbundenen, unpaaren, dorsalen Stück *(o)*. Letzteres, welches nie knorpelig praeformirt ist, springt schnabelartig gegen das Hinterhaupt vor und ist in seiner morphologischen Bedeutung schwer zu erkennen. Die Seitenstücke erzeugen ganz ähnlich wie bei Cheloniern (Emys europ.) nach hinten einen Processus articularis *(h)* zur Verbindung mit dem Epistropheus und basalwärts einen zweiten Fortsatz *(s)*, der an seiner medialen Fläche überknorpelt und mit dem Processus odontoides des Epistropheus gelenkig verbunden ist. Der Epistropheus zeichnet sich vor den übrigen Halswirbeln durch stärkere Entwicklung seines Bogens und seines Dornfortsatzes, sowie durch den mit der Vorderfläche seines

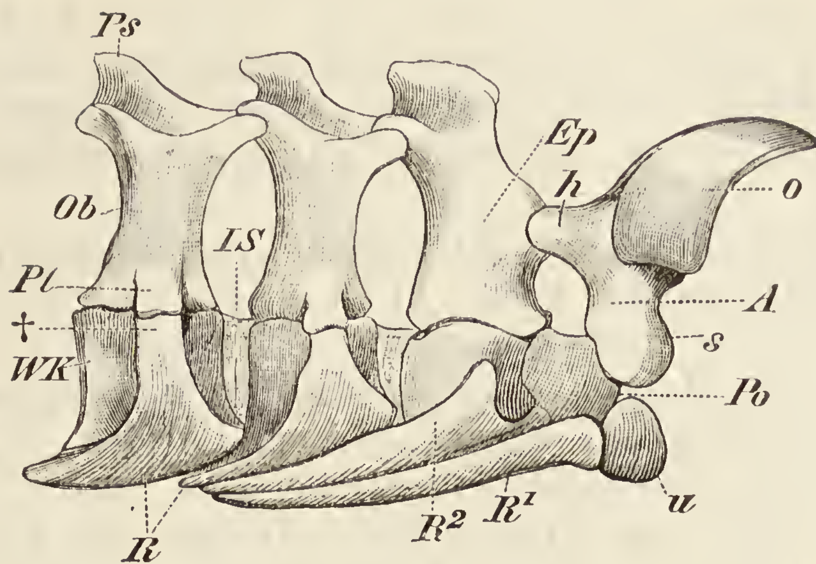


Fig. 51. Vorderer Abschnitt der Wirbelsäule eines jungen Krokodils. *WK* Wirbelkörper, *Ob* obere Bogen, *Ps* Processus spinosi, *IS* Intervertebralscheiben, *Pt* Processus transversi, von der Bogenwurzel entspringend und bei † mit den Rippen (*R*, R^1, R^2) articulirend, *A* Atlas, *o*, *s*, *u* sein oberes, seitliches und unteres Stück, *Ep* Epistropheus, bei *h* mit den Seitentheilen des Atlas articulirend, *Po* Processus odontoides.

Körpers mittelst einer Knorpelscheibe verbundenen Zahnfortsatz aus *(Po)* [1]),

Bei allen übrigen Reptilien besteht der Atlas aus drei getrennten Stücken, nämlich dem ventralen Bogen und den durch Bindegewebe oder Faserknorpel damit verlötheten dorsalen Bogenhälften. Letztere articuliren mit den Occipitalspangen rechts und links vom Foramen magnum, während jener eine Höhlung zur Aufnahme des unpaaren Hinterhauptcondyls besitzt. Der Epistropheus unterscheidet sich von den übrigen Halswirbeln nur durch den Besitz des von der Vorderfläche seines Körpers abgesetzten und gewöhnlich nur durch Knorpel oder Bindegewebe damit verbundenen Zahnfortsatzes. Dieser ragt in die Lichtung des Atlas mehr oder weniger weit herein und wird auf der Basalfläche des letzteren durch ein starkes fibröses Querband niedergehalten. Bei Lacertiliern ist er synostotisch mit dem Epistropheuskörper verschmolzen und liegt, nach Form und Grösse stark wechselnd, bei verschiedenen Gruppen der Reptilien äusserlich verschieden weit zu Tage. Seine vordere Hälfte kann zeitlebens aus Hyalinknorpel bestehen und ventralwärts kann er sowohl, als der eigentliche Atlaskörper jene obenerwähnten unteren Dornen tragen (Blindschleiche, Ringelnatter). Stets nimmt die Chorda dorsalis durch ihn hindurch ihren Weg zur Schädelbasis. Dies muss für die morphologische Beurtheilung des Zahnfortsatzes, von dem wir bereits wissen, dass er sogar Rippen tragan kann (Crocodilier), im Sinne eines Wirbelkörpers maassgebend sein und würde, auch schon ohne Bestätigung von Seiten der Entwicklungsgeschichte, nicht anzufechten sein.

Was die Zahlenverhältnisse der Reptilienwirbel anbelangt, so sind sie ausserordentlich wechselnd; am meisten, häufig über 400, besitzen die

---

1) Nach P. Albrecht entspricht der Atlas der amnioten Wirbelthiere ursprünglich keineswegs dem ersten, sondern dem zweiten Wirbel dieser Thiere. Ein früher zwischen Occipitale und Atlas vorhandener Wirbel („Proatlas“) ist verschwunden. Reste davon finden sich z. B. bei Hatteria, beim Crocodil und dem Igel. — Ich gebe diese Notiz ohne weiteren Commentar.

Schlangen, weniger zahlreich sind die Wirbel der Saurier und Crocodilier, wobei wieder bedeutende Schwankungen nach den einzelnen Regionen sich ergeben. Ferner bestehen grosse Differenzen in der Wirbelzahl heutiger Reptilien und zahlreicher ausgestorbener Geschlechter.

Bei der Variabilität der Wirbelzahl verschiedener Regionen gilt als durchgehendes Gesetz, dass sich letztere stets auf Kosten benachbarter vergrössern; so besitzen z. B. die Lacertilier viel weniger Halswirbel und desto mehr Brustwirbel, während bei andern, namentlich bei ausgestorbenen Formen (Plesiosaurus) die aus 40 Stücken bestehende Halswirbelsäule wieder an Länge praevalirt und andrerseits der Thorax und mit ihm die Rückenwirbelsäule sich verkürzt. Dieses Gesetz besteht für die ganze Wirbelthierreihe.

In der Vorzeit war der Stamm der Reptilien ausserordentlich reich entfaltet und im Vergleich damit lassen sich die jetzigen Vertreter nur als die letzten, spärlichen Ausläufer desselben betrachten. Man wird das begreiflich finden, wenn man erwägt, dass in Südafrika (Trias), in Indien und im Ural zahllose Reptilien mit Schädeln von Nilpferdgrösse gelebt haben, deren Sacrum aus vier bis fünf starken, zusammengeflossenen Wirbeln bestand und deren Kiefer theils mit Hornschnäbeln, theils mit Gebissen vom Säugethiertypus ausgerüstet waren (Dicynodontia).

Und sehen wir uns erst unter den Reptilien der Jurazeit um, so treten uns in der Gruppe der Ornithosceliden (Dinosauria und Compsognatha) Formen entgegen von Dimensionen, wie sie kein See- oder Landthier irgend einer Zeitperiode je wieder zur Schau getragen hat. So erreichte der zu den Dinosauriern gehörige Atlantosaurus immanis Nord-Amerikas eine Länge von circa 80 Fuss und besass einen Oberschenkel, der über 8 Fuss lang und oben 25 Zoll breit war. Der Querdurchmesser der einzelnen Wirbel betrug 16 Zoll, ja der in denselben Schichten vorkommende Apatosaurus laticollis besass Halswirbel, die eine Breite von $3\frac{1}{2}$ Fuss erreichten (Marsh); dazu waren sie, wie Vogelknochen, mit pneumatischen Hohlräumen versehen, ein Verhalten, das auch den in denselben Schichten vorkommenden, 25 Fuss langen Mosasaurus charakterisirt. Ja bei der von Marsh aufgestellten neuen Reptilienordnung Coeluria (Jura) waren die Wirbel lufthohler, als der Knochen irgend eines andern Wirbelthieres, ja sogar als irgend eines Vogels.

Das Sacrum der Ornithosceliden bestand, wie dasjenige der Dicynodonten aus mindestens vier, gewöhnlich synostotisch vereinigten Wirbeln und die Schwanzregion hatte viele lange Wirbel mit unteren Bogen. Auf den ausserordentlich weiten Sacralcanal des amerikanischen Dinosauriers Morosaurus kann ich erst bei der Beschreibung des centralen Nervensystems näher eingehen. Der Wirbelkcharakter der Dinosaurier war ein amphicoeler oder auch, wie z. B. in der Halsgegend, ein opisthocoeler, oder endlich waren auch Wirbel mit ganz glatten Gelenkflächen vorhanden.

Sehr merkwürdig geformt waren die Wirbel des einst die warmen Jurameere bewohnenden Ichthyosaurus und Eosaurus, beides Formen, die Anknüpfungspunkte darbieten an die heutigen Amphibien und Saurier, vor Allem an die Derotremen (Hasse). Wirbelkörper und -bogen waren abgeplattete, hohe, tief biconcave Scheiben, ähnlich wie bei Fischen; die rudimentären Querfortsätze zeigen sich jederseits durch zwei

seitliche Protuberanzen repräsentirt. Die oberen Bogen waren dorsalwärts, ähnlich wie bei Dipnoërn und Ganoiden, nicht, oder doch nur durch Knorpel oder Bindegewebe geschlossen. Die ganze Wirbelsäule zerfällt, da ein Sacrum fehlt, nur in zwei Abschnitte, einen praecaudalen und einen caudalen; letzterer war mit unteren Bogen versehen.

Während sich demnach die Wirbel des Ichthyosaurus wesentlich durch negative Charaktere auszeichnen, sind diejenigen des Plesiosaurus, Pliosaurus, Nothosaurus, Simosaurus etc. mit allen, den heute lebenden Reptilien zukommenden, Fortsätzen ausgestattet, doch herrscht auch bei ihnen der biconcave Charakter vor. Körper und Bogen sind wie bei Dinosauriern meist getrennt, Sacralwirbel sind stets vorhanden. Atlas und Epistropheus waren häufig verwachsen, was auch für Plesiosaurus und Pterodactylus gilt. Die Halswirbel des letzteren waren lang gestreckt und nach Vogelart geformt; der Schwanz war rudimentär. Fig. 53.

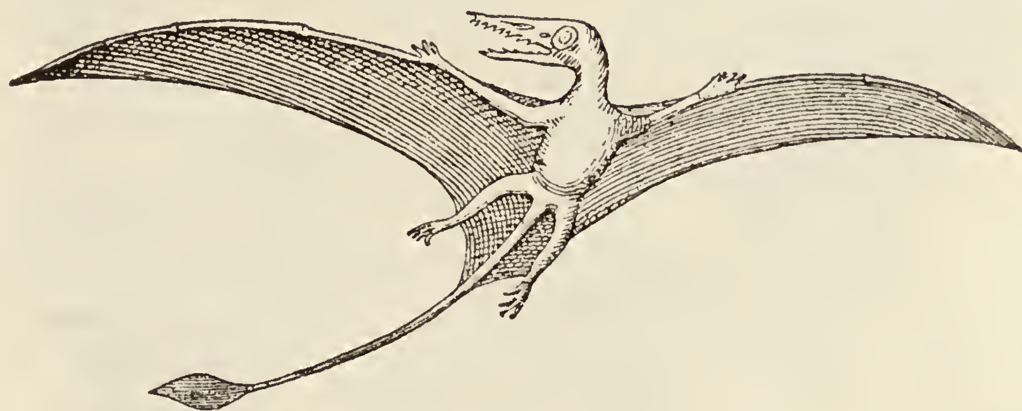


Fig. 52. Ramphorhynchus phyllurus, Marsh. Restaur. von Prof. O. C. Marsh.



Fig. 53. Pterodactylus, nach Goldfuss. (Das Handskelet ist corrigirt.)

Von besonderem Interesse ist der aus Eichstädt im fränk. Jura stammende Rhamphorhynchus phyllurus, Marsh. Dieser besass am Ende seiner langen, aus sehr schlanken und dünnen Gliedstücken bestehenden Schwanzwirbelsäule eine Art von häutigem Steuerruder. (Fig. 52.) Ferner war er mit enormen Flügeln ausgerüstet, die, ähnlich wie bei Fledermäusen, aus einer zarten, häutigen Membran bestanden. Die Spuren derselben sind im Gestein auf's Deutlichste erhalten und mit einer ähnlichen Flughaut ausgerüstet hat man sich auch den Pterodactylus (Fig. 53) vorzustellen.

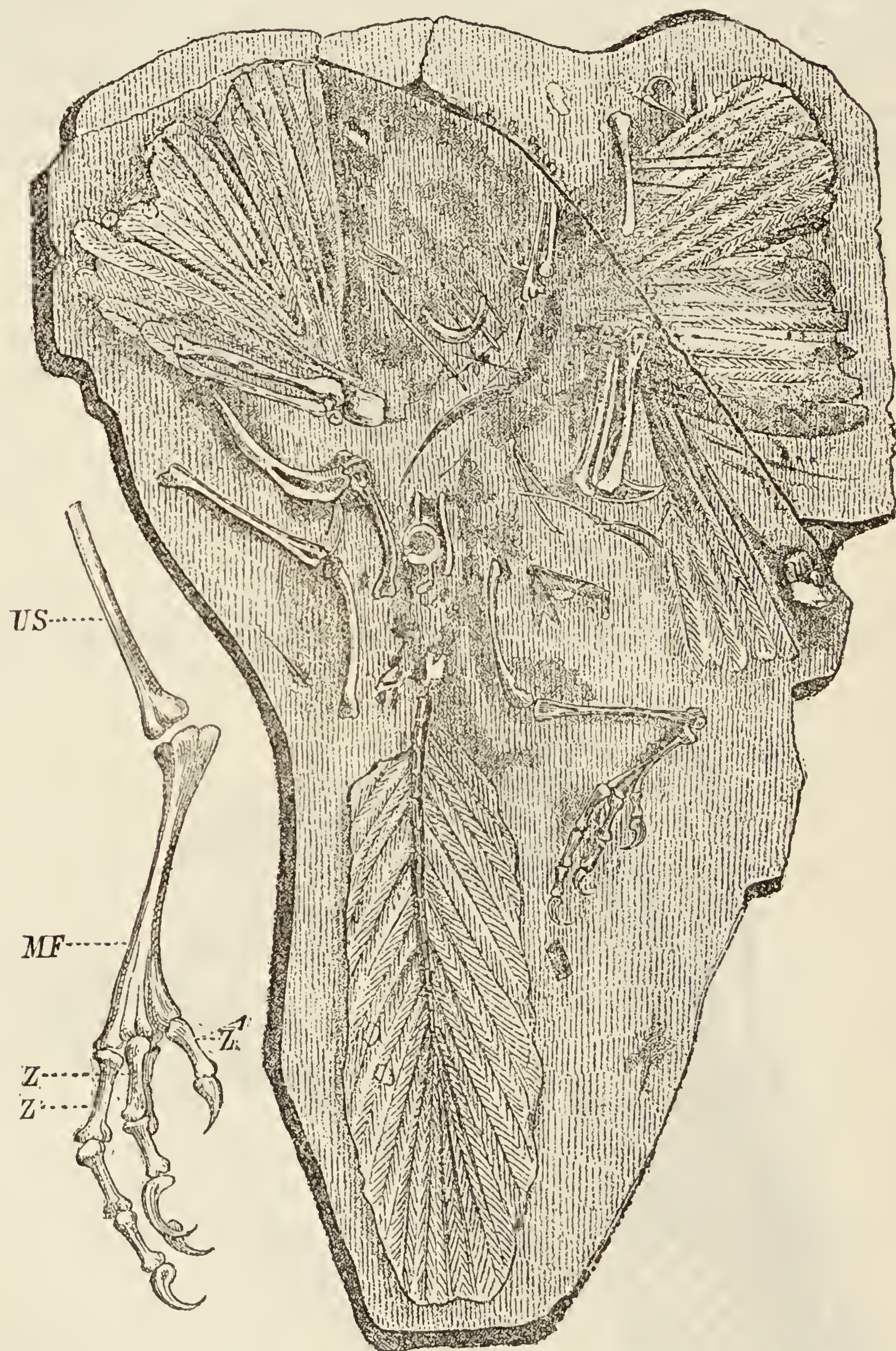


Fig. 54. Archaeopteryx lithographicus. Nach Owen. Britisch. Museum. Linkerseits ist ein Theil der hinteren Extremität isolirt und in grösserem Formate dargestellt. *US* Unterschenkel, *MF* Mittelfuss, *ZZ*[1] Zehen.

Die Kenntniss der untergegangenen Reptiliengeschlechter ist deswegen vom allerhöchsten Interesse, weil wir in manchen Gruppen wichtige Anknüpfungspunkte an die Vögel erblicken dürfen. Obgleich uns dies erst nach Abhandlung des übrigen Skeletes und vor allem des Schädels vollends klar werden wird, so will ich doch jetzt schon bemerken, dass die zwei grossen Abtheilungen der Vögel, die Ratiten und die Carinaten,

höchst wahrscheinlich von zwei verschiedenen Reptiliengruppen her zu datiren sind. So haben die ersteren ihre Entwicklung wahrscheinlich von den Ornithosceliden und speciell von den Dinosauriern her genommen, und auf denselben Ursprung ist auch wohl ein Theil der amerikanischen Zahnvögel zurückzuführen (Hesperornis). Die Flugvögel dagegen, die Carinaten, sind vielleicht von den Pterosauriern und zwar von solchen, die dem Ramphorhynchus nahe gestanden haben mögen, ausgegangen. Von hier aus müssen sie sich zu Formen entwickelt haben, aus denen durch viele Zwischenstufen endlich der Solenhofener Archaeopteryx hervorgegangen ist. (Fig. 21 *a* u. 54.)

d) Wirbelsäule der Vögel.

Nicht nur entwicklungsgeschichtlich stimmt die Wirbelsäule der Vögel mit derjenigen der stammverwandten Reptilien überein, sondern sie zeigt auch im ausgebildeten Zustand so wenig Abweichungen von derselben, dass ich mich bei ihrer Schilderung kürzer fassen kann. Die Chorda geht ganz verloren und eine Persistenz derselben, wie sie unter den Reptilien bei Ascalaboten und Hatteria noch vorkommt, ist nirgends unter den jetzigen Vögeln mehr zu beobachten, wohl aber muss sie bei manchen Zahnvögeln, z. B. bei Archaeopteryx und Ichthyornis in ähnlicher Weise bestanden haben, denn jene Wirbelkörper stellen tief biconcave, nach dem Fischtypus geformte Scheiben dar.

In der ganzen Vogelwirbelsäule prägt sich eine starke Verknöcherung aus und Körper und Bogen bestehen stets aus einem Guss. Man unterscheidet einen Hals-, Brust-, Lenden-, Sacral- und Caudal-Abschnitt. Die Halswirbel sind stets am längsten, so namentlich bei Stelzvögeln. Der Atlas wird durch einen einfachen Ring mit ventraler Anschwellung und ohne oberen Dornfortsatz repräsentirt (Fig. 55, *A*); er ist stets einheitlicher Natur und zerfällt nicht mehr, wie bei Reptilien, in verschiedene Abschnitte. Vorne an seiner unteren Circumferenz (†) ist er tief becherartig ausgehöhlt zur Aufnahme des Processus condyloideus des Hinterhaupts. Nach hinten zu verengt sich die Höhlung und lässt durch eine enge Oeffnung die Spitze des Processus odontoides eindringen *(Po)*. Letzterer ist mit dem Körper des Epistropheus, wie bei Lacertiliern, stets synostotisch verschmolzen. So verhält es sich bei vielen Vögeln, bei andern aber kommt es zu keiner Verknöcherung des den Zahnfortsatz fixirenden Querbandes, sondern letzteres bleibt fibrös (Ligamentum transversum atlantis). Der Atlas und Epistropheus tragen keine Rippen, wohl aber da und dort, z. B. bei Picus viridis, rudimentäre Querfortsätze *(Pt)*. An der Hinterseite des Atlas und der Vorderseite des Epistropheus können die Gelenkfortsätze fehlen (Picus v.).

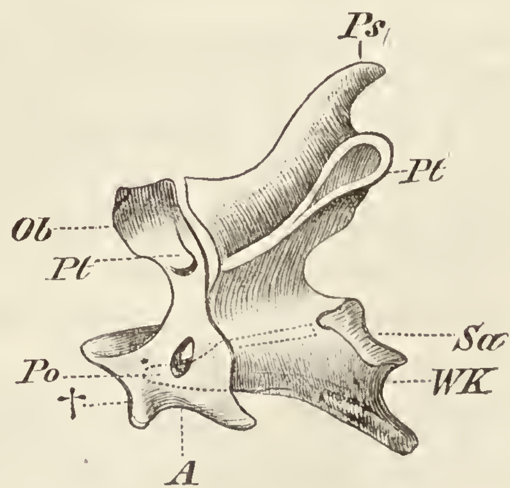


Fig. 55. Atlas und Epistropheus von Picus viridis. *Ob* Oberer Atlasbogen. *A* Unterer Atlasbogen. † Artikulationsstelle des letzteren mit dem Hinterhaupt. *Po* Processus odontoides. *Wk* Körper des Epistropheus, *Sa* sattelförmige Gelenkfläche an der hinteren Circumferenz desselben, *Pt*, *Pt* Processus transversi, *Ps* Processus spinosus des Epistropheus.

Processus spinosi, articulares und transversi stimmen mit denjenigen der Reptilien im Wesentlichen überein, und dies gilt in erster Linie

für die Processus transversi, welche, wie bei Crocodiliern, jederseits der Art doppelt vorhanden sind, dass die obere Spange vom Bogen, die untere vom Körper entspringt. Dementsprechend sind auch die proximalen Rippenenden gabelig getheilt und artikuliren mit zwei Gelenkfacetten. Am Halstheil fliessen letztere mit den Querfortsätzen zu einem Continuum zusammen (Fig. 56, *R*) und bilden so scheinbar integrirende Bestandtheile des Wirbels. Sie können da und dort, z. B. bei Colymbus, bei hühnerartigen Vögeln u. A., spiessartig auswachsen und ziehen so parallel der Längsaxe der Wirbelsäule nach hinten. In dem dadurch entstehenden Canalis vertebralis (Foramina transversaria) verlaufen die Arteria und Vena vertebralis sammt dem sympathischen Grenzstrang. Bei Tetrao urogallus sind die freien Enden der Querfortsätze in der Brustregion zu einem continuirlichen Knochenband zusammengeflossen.

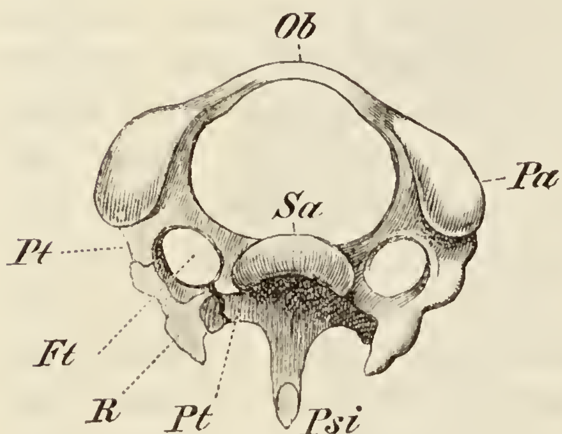


Fig. 56. Dritter Halswirbel von Picus viridis von vorne. *Sa* Gelenkfläche des Wirbelkörpers, *Ob* obere Bogen, *Pa* Processus articul., *Pt*, *Pt* die beiden Spangen des Processus transversus, welche auf der einen Seite mit der Halsrippe *R* synostotisch zusammengeflossen sind. *Ft* Foramen transversarium, *Psi* Dornartiger Fortsatz an der Unterfläche des Wirbels.

Wie bei vielen Reptilien, so existiren auch an der Ventralseite aller Halswirbel jene unteren Dornfortsätze (Fig. 56, *Psi*); im Bereich des Atlas und Epistropheus noch rudimentär, stellen sie weiter hinten scharfe, hie und da auch mit gewulsteten Lippen versehene Kämme dar, die sich oft noch eine weite Strecke in die Rückenwirbelsäule fortsetzen können. Bei Meleagris gallopavo fliessen sie mit ihren unteren freien Rändern theilweise zu einem knöchernen Bande zusammen oder gabeln sie sich am freien Ende und werden geradezu monströs (Colymbus, Uria u. A.). Am Sacrum fehlen sie, erscheinen aber wiederum am Schwanz, können hier wiederum gegabelt sein und sind der Art nach vorne gerichtet, dass sie die Ventralfläche des nächst vorderen Wirbels decken.

Die Verbindung der einzelnen Wirbelkörper unter sich geschieht stets mittelst förmlicher Gelenkbildungen und zwar, wie dies vor Allem an dem ungemein beweglichen Hals ausgesprochen ist, nach dem Typus der Sattelgelenke. Die Vorderseite des Wirbelkörpers ist von links nach rechts convex (Fig. 56, *Sa*) und von oben nach unten ausgehöhlt; die Hinterfläche verhält sich gerade umgekehrt. Zwischen je zwei zusammenstossenden, überknorpelten Gelenkflächen entwickelt sich, ganz in Uebereinstimmung mit den Crocodiliern, als Differenzirungsprodukt aus dem früher vorhandenen Intervertebralknorpel eine faserknorpelige Querscheibe (Meniscus), welche die intervertebrale Gelenkhöhle in zwei Kammern theilt und mit der peripheren Gelenkkapsel continuirlich zusammenhängt. Gegen die Mitte zu ist sie verdünnt und besitzt im Centrum eine Oeffnung, durch welche ein von Wirbel zu Wirbel überspringender fibröser Strang durchtritt, welcher bei jungen Thieren den letzten Rest der Chorda dorsalis darstellt.

Was die Sacralwirbelsäule betrifft, so fanden wir sie bei den meisten Reptilien der Jetztzeit durch zwei Wirbel dargestellt, während wir bei fossilen Formen die Zahl bis auf 5—6 steigen sahen. Bei Archaeo-

pteryx mögen 4—5 Sacralwirbel vorhanden gewesen sein (Marsh). Im Hinblick darauf ist es interessant, dass auch bei Vogelembryonen anfangs nur zwei Sacralwirbel mit dem Darmbein in Verbindung treten, während in der weitern Entwicklung immer mehr Wirbel und zwar lumbale, thoracale und caudale in's Sacrum einbezogen werden und mit einander verschmelzen. Während man jene beiden ersten als primäre oder ächte Sacralwirbel betrachten kann (Fig. 57, *I*, *II*), sind letztere als secundäre Erwerbungen aufzufassen (Gegenbaur). Die Gesammtzahl der Sacralwirbel kann bis auf 23 steigen. Die Querfortsätze der beiden ächten Sacralwirbel ossificiren für sich, also nicht vom Wirbelbogen aus. Somit sind sie morphologisch als Rippen zu betrachten, so dass auch hier, so gut wie bei Amphibien und Reptilien, das Becken eigentlich von Rippen getragen wird (Gegenbaur). Allerdings sind die eigentlichen Querfortsätze, womit sich die Rippen verbinden, auch daran betheiligt.

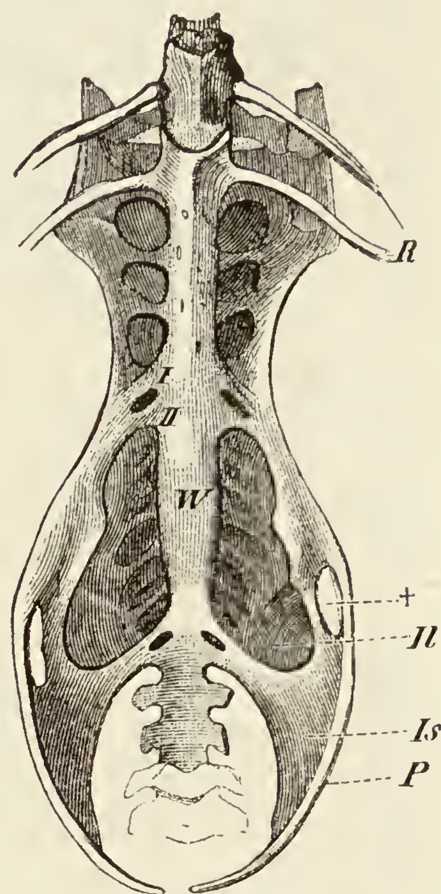


Fig. 57. Becken von Strix bubo. Ventral-Ansicht. *I*, *II* Primäre Sacralwirbel. *W* Die dahinter liegenden, durch Concrescenz vereinigten, secundären Sacralwirbel. Zwischen *I* und *R* liegen ebenfalls solche *Il* Ileum, *Is* Ischium, *P* Pubicum, † Lücke zwischen Os ilei und Os pubis *R* Letztes Rippenpaar.

Der Caudaltheil zeigt bei den heutigen Vögeln stets einen mehr oder weniger rudimentären Charakter, ja die letzten Wirbel fliessen zu einer sagittal stehenden und manchmal auch seitlich sich ausbreitenden Platte zusammen. Sie ist aus sechs und mehr Wirbeln zusammengeflossen zu denken, ist nach hinten zugespitzt und trägt die Steuerfedern; bis auf minimale Spuren der Quer- und Dornfortsätze sind alle Wirbelcharaktere verwischt (Pygostyl). Eine Ausnahme von dieser Regel machen nur gewisse Ratiten, indem bei ihnen die einzelnen Wirbel bis zur Schwanzspitze hinaus abgegliedert bleiben. Dass dieses Verhalten als das ursprünglichere gelten muss, wird, abgesehen von der Entwicklungsgeschichte, durch das Verhalten jenes oben schon erwähnten Urvogels aus Solenhofen, des Archaeopteryx lithographicus, erhärtet (Fig. 21a und 54).

Dieser besass nämlich noch einen langen, aus zahlreichen (circa 20) Wirbeln componirten Eidechsenschwanz mit biserial angeordneten, wohlausgebildeten Federn[1]). Dahin gehört auch die Thatsache, dass der Schwanz mancher Vögel, z. B. des Wellenpapageies, in embryonaler Zeit in viel grösserer Länge angelegt wird, als er später zur Ausbildung

---

1) Rechnet man auf das Pygostyl heutiger Vögel circa 6, auf den Beckenantheil 7—8, auf den freien, abgegliedert bleibenden Schwanztheil etwa 5 Wirbel, so resultirt auch hier in embryonaler Zeit noch die stattliche Zahl von 18—19 freien Schwanzwirbeln. Erst der Assimilationsprocess seitens des Beckens, sowie die Bildung des Pygostyls erzeugt dann jene grosse Kluft mit der Schwanzwirbelsäule des Archaeopteryx.

gelangt (M. Braun), und ähnlichen Verhältnissen werden wir bei Säugethier-Embryonen wieder begegnen.

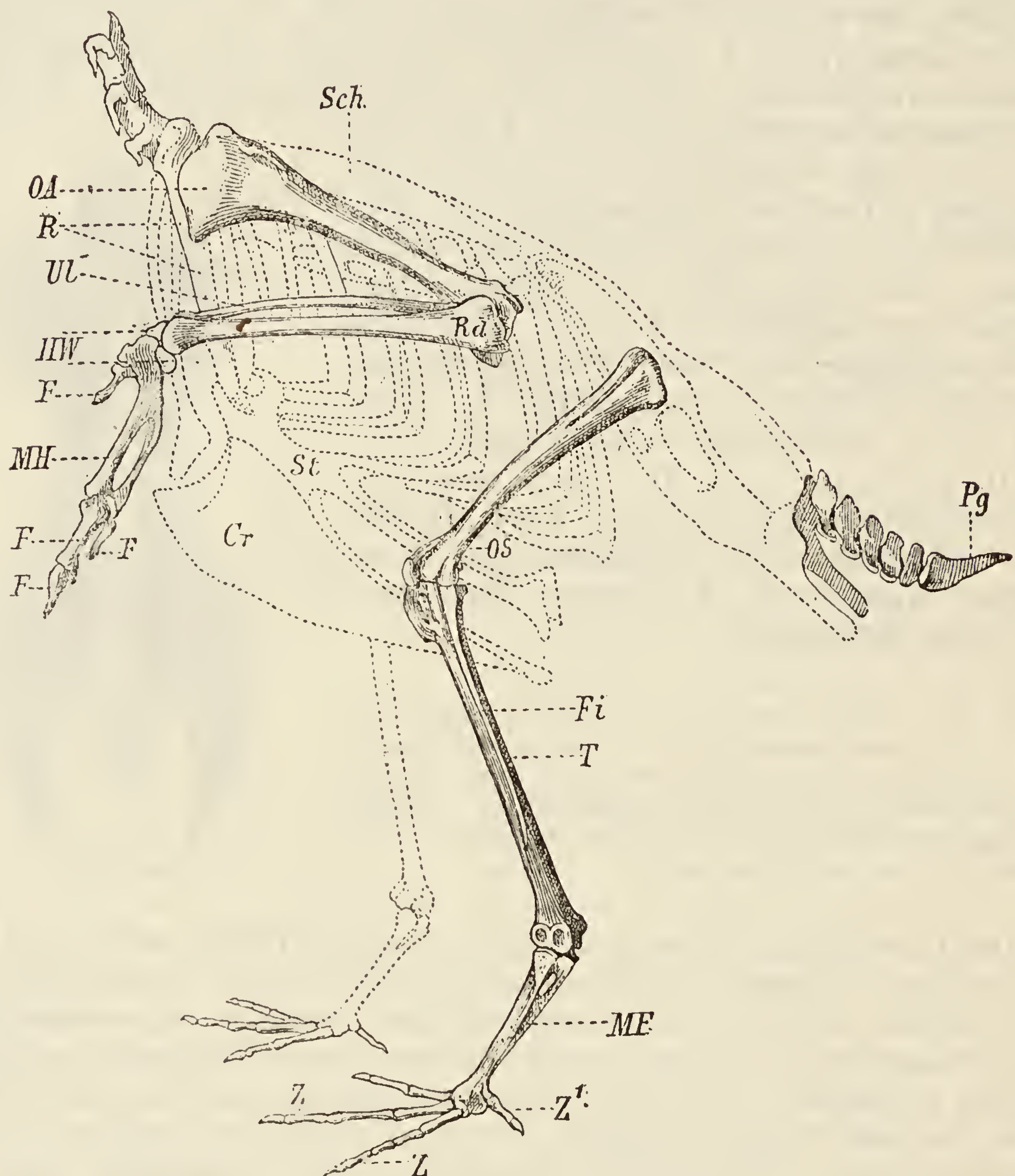


Fig. 58. Gliedmassen- und Schwanz-Skelet eines Vogels (Carinate). Das Rumpfskelet ist durch Punkte angedeutet. *Sch* Schulterblatt, *R* Rabenschnabelbein (Coracoid) *St* Sternum mit Crista (*Cr*), *OA* Oberarmknochen, *R* Radius, *Ul* Ulna, *HW* Handwurzel, *MH* Mittelhand, *F*, *F* Finger, *Os* Oberschenkel, *T* Tibia, *Fi* Fibula, *MF* Mittelfuss, *Z*, Z^1 Zehen, *Pg* Pygostyl.

Zum Schlusse mag hier eine Uebersicht über die Wirbelzahlen einiger Vögel folgen.

	Halsw.	Brustw.	Lenden- und Kreuzw.	
Ciconia . .	15	5	17—17	5—6 freie Caudalwirbel, wozu noch das Steissbein kommt, das aus circa 8—9 Wirbeln zusammengeflossen ist.
Picus viridis	13	6	10	
Ardea . . .	17	?	12—13	

e) Wirbelsäule der Säuger.

Direkte Anknüpfungspunkte an Reptilien und Vögel existiren nicht. Die gesammte Wirbelsäule ist knorpelig praeformirt, und die Wirbelbogen entwickeln sich in Continuität mit dem Wirbelkörper, erhalten aber, wie auch die verschiedenen Fortsätze, besondere,

nach vollendetem Wachsthum mit einander verschmelzende Ossificationspunkte. Diese sind jedoch wie in der entwicklungsgeschichtlichen Einleitung schon bemerkt wurde, nur als secundäre Erwerbungen aufzufassen. Die Chorda erhält sich intervertebral länger als vertebral, stimmt somit in dieser Beziehung mit gewissen Gruppen der Anamnia überein. Mit dem Abschluss der Entwicklung geht sie ganz verloren, ist aber zeitlebens noch angedeutet durch die gallertige, pulpöse Masse im Centrum der faserknorpeligen Intervertebralscheiben. Diese treten, ähnlich wie bei Crocodiliern und Vögeln, wenn auch in geringerer Differenzirung, bei den Säugern allgemein auf und nirgends mehr kommt es zur Entwicklung von Gelenken zwischen den einzelnen Wirbelkörpern. Diese sind vielmehr an ihrer Vorder- und Hinterfläche in der Regel gerade abgestutzt oder schwach concav und erreichen durch einen ausgedehnten Ossificationsprocess einen ausnehmend hohen Grad von Festigkeit.

An der Halswirbelsäule sind die Wirbelkörper tiefer gehöhlt und es kann zur Ausprägung eines opisthocoelen Charakters kommen, wie z. B. beim Pferd, oder aber man beobachtet, wie z. B. bei Cetaceen, Edentaten und Nagern, eine Verwachsung der Halswirbel unter einander.

Processus spinosi, articulares und transversi verhalten sich principiell wie jene der Sauropsiden und Amphibien und verdienen keine besondere Besprechung. Atlas und Epistropheus sind stets wohl differenzirt und zwar ist der Zahnfortsatz, welcher nur den Cetaceen fehlt, mit dem Epistropheuskörper synostotisch verbunden. Eine Ausnahme davon machen nur die Monotremen, bei welchen die beiden letzteren gewöhnlich das ganze Leben hindurch getrennt bleiben (reptilienähnlich). Der Zahnfortsatz wird durch das nie ossificirende Ligamentum transversum atlantis auf dem ventralen Atlasbogen fixirt und ist mit dem Hinterhaupt durch einen complicirten Bandapparat verbunden. Die Drehbewegungen des Kopfes finden zwischen Atlas und Epistropheus um die Axe des Zahnfortsatzes statt, die Beugebewegung dagegen im Atlanto-occipital-Gelenk.

Man unterscheidet an der Wirbelsäule eine Pars cervicalis, thoracica, lumbalis, sacralis und caudalis (coccygea), wobei die Differenzirung in diese einzelnen Abschnitte viel schärfer durchgeführt erscheint, als bei Reptilien und Vögeln.

Bei langhalsigen Ungulaten (Kamel, Pferd) sind die Dornfortsätze der Rumpfwirbel sehr stark entwickelt und Hand in Hand damit tritt ein sehr kräftiges Nackenband (Ligamentum nuchae) als Träger des schweren Kopfes auf. Letzteres kommt zu grösster Entwicklung bei Anwesenheit eines starken Geweihes. Auch beim Gorilla ist es kräftig entwicklt.

Die Querfortsätze entspringen stets nur einwurzelig von der Wurzel des Wirbelbogens und auf der Ventralseite ihres distalen Endes sind sie zur Anlagerung des Rippenhöckers (Tuberculum costae) von Knorpel überzogen. An der Halswirbelsäule sind sie ähnlich wie bei Vögeln mit rudimentären Rippen zusammengeflossen und dazwischen existiren Foramina transversaria. In dem so gebildeten Canalis vertebralis verläuft wie bei Crocodiliern und Vögeln die Arteria und Vena vertebralis, dagegen ist der Sympathicus davon ausgeschlossen.

In der Lumbal- und Sacralwirbelsäule, wo die Querfortsätze vom Wirbelkörper entspringen, sind in ihnen zugleich Rippenelemente ent-

halten, weshalb man dafür besser den Namen Seitenfortsätze gebrauchen würde (Rosenberg).

Es wird uns dies bei Besprechung der Rippen noch einmal beschäftigen und für jetzt möchte ich nur betonen, dass bei den Säugern so gut wie bei Amphibien, Reptilien und Vögeln das Becken von Rippen resp. solchen plus Querfortsätzen getragen wird. Wie bei Reptilien und Vögeln, so sind auch bei Säugern zwei primäre Sacralwirbel vorhanden, zu denen dann in der Regel (bei Beutelthieren allein bleibt es bei der Zweizahl) noch einige Caudalwirbel secundär hinzutreten. Anfangs, wie die übrigen Wirbel von einander getrennt, fliessen sie später synostotisch zusammen, ohne dass jedoch die früheren Trennungsspuren ganz verloren gehen würden. Sie sind sowohl durch die Foramina sacralia, als durch quere, intervertebral gelagerte Knochenleisten angedeutet. Die Fortsatzbildungen sind am Sacraltheil mehr oder weniger verwischt, jedoch unter Vergleichung mit der anstossenden Lendenwirbelsäule immer leicht nachweisbar. Der erste Sacralwirbel erscheint bei Anthropoiden und vor Allem beim Menschen vom Lendentheil wie abgeknickt, ein Verhalten, das beim Embryo und auch noch im ersten Kindesalter nur schwach ausgeprägt ist, später aber durch den aufrechten Gang resp. Muskelzug sich immer mehr herausbildet. Die Folge davon ist, dass das unterste Ende der Lendenwirbelsäule ins Beckenlumen immer tiefer hereintritt und so das bildet, was man mit Promontorium bezeichnet. Auf der Dorsalseite des Kreuzbeins öffnet sich der Wirbelkanal (Hiatus sacralis), die Oeffnung ist aber durch fibröses Gewebe und die äussere Haut verschlossen.

Die Schwanzwirbelsäule, an welcher sich mit Ausnahme der Sirenen, Cetaceen, Känguruhs, und gewisser langschwänzigen Affen nie mehr untere Bogen entwickeln, zeigt in ihrer Ausdehnung grosse Extreme. Am meisten reducirt ist sie bei Primaten wie z. B. beim Menschen, wo sich in maximo 5—6, ja bei Affen mitunter eine noch geringere Zahl, das **Os coccygis** darstellende, Wirbel entwickeln. Der ganze Complex stellt einen kurzen, stummelartigen Anhang dar, der (beim Mann häufiger als beim Weib) mit dem Sacralende synostotisch verschmelzen kann. Die einzelnen Wirbel sind, namentlich gegen das hintere Ende zu, äusserst rudimentär und stellen hier, aller Fortsätze entbehrend, nur noch Wirbelkörper dar.

Nach H. Fol besitzt der menschliche Embryo bei einer Länge von 5,6 Millim. 33 Somiten, d. h. 32 Wirbel; ein solcher von 7 Millim. Länge weist schon 34 Somiten d. h. 33 Wirbel auf. Er zeigt also bezüglich der Gliederung der Columna vertebralis schon das definitive Verhalten. In der fünften Woche schreitet die Wirbelvermehrung indessen noch weiter fort, so dass ein 9—10 Millim. langer Embryo ungleich mehr Wirbel besitzt, als der Erwachsene, nämlich 38. Alle, mit Ausnahme der beiden letzten, bestehen aus einem knorpelähnlichen Gewebe, d. h. sie sind von derselben histologischen Beschaffenheit wie die übrigen Wirbel. Die beiden letzten Schwanzwirbel sind nur noch durch die (allerdings sehr deutlich differenzirten) Myomeren angedeutet. Ganz bis zur äussersten Schwanzspitze geht das Medullar-Rohr und fast ebenso weit das letzte Chorda-Ende („Schwanzfaden", Braun.)

Schon bei sechswöchentlichen 12 Millim. langen Embryonen fliessen der 38., 37. und 36. Wirbel zu einer Masse zusammen und auch der 35. verliert seine deutlichen Grenzen.

Ein Embryo von 19 Millim. hat nur noch 34 Wirbel und der Schwanz ragt jetzt viel weniger vor.

Aus diesen Befunden lässt sich mit Sicherheit auf eine frühere grössere Ausdehnung des Schwanzes schliessen und damit stimmt auch der von Leo Gerlach beschriebene menschliche Embryo mit einem langen, frei heraushängenden chordalen Schwanzfaden, sowie die von Ecker in der Steissbeingegend der Embryonen sowie mancher Erwachsenen nachgewiesene Foveola coccygea.

Was die Zahlenverhältnisse der einzelnen Regionen der Wirbelsäule anbelangt, so zeigt die Halswirbelsäule mit der Zahl sieben die grösste Constanz; eine Ausnahme davon macht Bradypus cuculliger mit 8—9 und Choloepus, Bradypus tridactylus und infuscatus, sowie Manatus mit 6. Die Rumpfwirbel bewegen sich zwischen etwa 17 und 29; die erstere Zahl gilt für manche Affen, viele Chiropteren und den Menschen, letztere für Hyrax. In der Mitte stehen mit circa 20 Rumpfwirbeln die Zweihufer, die Beutelthiere, viele Nager, Carnivoren und Affen. Troglodytes und Homo besitzen 24, Hylobates 25, der Orang nur 23 praesacrale Wirbel. Der Brust- und Lendentheil verhält sich, wie oben schon angedeutet, meistens reciprok, je nachdem sich mehr oder weniger Brustwirbel in Lendenwirbel umgebildet haben, denn wir haben die Ausbreitung der Rippen auf sämmtliche Wirbel als das ursprüngliche Verhalten auffassen gelernt. Die längste Lendenwirbelsäule besitzen die eines Sacrums entbehrenden Cetaceen, wogegen die Halswirbelsäule sehr kurz ist. Die Zahl der Sacralwirbel schwankt zwischen zwei (Beutelthiere) und neun (Edentaten); drei besitzen die Carnivoren und viele Affen, vier die meisten Nager und Wiederkäuer, fünf bis sechs die anthropoiden Affen und fünf der Mensch.

Die Schwanzwirbelzahl schwankt sehr bedeutend, nämlich zwischen 3 und 46—49. Letztere Zahl besitzt Manis makrura. Erstere Zahl findet sich bei gewissen Affen; Ateles aber hat z. B. 32—33 Schwanzwirbel. Die in der Zahl reducirtesten Wirbelsäulen sind stets weibliche, während das männliche Geschlecht das conservativere, mit mehr unfertigen Verhältnisssen ausgestattete ist (Rosenberg).

Vergleichende Zusammenfassung der im vorigen Capitel über die Wirbelsäule gewonnenen Resultate.

Wir sind durch unsere Betrachtungen im Stande, folgende Grundgesetze für die Morphologie der Wirbelsäule aufzustellen.

Ihre Entwicklung im Individuum steht in vollständiger Parallele mit derjenigen der Thierreihe.

Anfangs nur durch die Chorda mit cuticularer Scheide und peripherer, nur aus Bindegewebe sich aufbauender Schicht repräsentirt (Amphioxus, Myxinoiden, Ammocoetes) entwickeln sich an ihrer Peripherie dorsale und ventrale knorpelige Bogen, wodurch die erste Segmentirung angedeutet ist (Petromyzonten, Knorpelganoiden, Chimaeren und Dipnoër). Die Chorda persistirt, von einer dicken faserknorpeligen oder auch mehr bindegewebigen Scheide umgeben, in gleichmässiger Ausdehnung als cylindrisches Rohr. Eine in metamerer Anordnung erfolgende Einschnürung derselben wird erst

bedingt durch das Auftreten von Wirbelkörpern, wodurch die Segmentirung eine vollständige wird (Knochenganoiden, Selachier Teleostier). Die Wirbelkörper können knorpelig praeformirt sein (Knochenganoiden und Selachier) oder nicht und die unteren und oberen Bogen können entweder mit denselben confluiren oder getrennt bleiben. Die Chorda ist hier stets vertebral eingeschnürt, intervertebral ausgedehnt und bildet so die Commissur oder Verbindungsbrücke zwischen den einzelnen Wirbeln der gesammten Säule, an welcher man nur einen Rumpf- und Schwanztheil unterscheiden kann. Zwischenwirbelgelenke finden sich nur bei Lepidosteus. Seiten- und Dornfortsätze sind vorhanden, letztere finden sich am Caudalabschnitt nicht nur auf der Dorsal-, sondern auch auf der Ventralfläche.

Eine reichlichere Differenzirung der Wirbelsäule in mehr Regionen findet statt bei den Amphibien, welche sich hierin durch folgende Hauptpunkte von den Fichen scharf unterscheiden. Die Chorda wird bei den höchsten Urodelen, sowie allen Anuren nach vollendeter Entwicklung stark reducirt, ein ausgebreiteter Ossificationsprocess macht sich bemerklich, und es kommt schliesslich zur Entwicklung von Gelenken zwischen den einzelnen Wirbelkörpern (opisthocoeler Typus bei Urodelen, procoeler bei Anuren). Noch vermehrt wird die Beweglichkeit der Wirbelsäule durch das Auftreten von reich ausgebildeten Gelenkfortsätzen zwischen den einzelnen Wirbelbogen. Es kommt zu einer Gelenkbildung zwischen Hinterhaupt und erstem Rumpfwirbel und in Folge dessen zu einer Modification des letzteren. Quer- und Dornfortsätze, obere und untere Bogen dauern fort und eine Schwanzwirbelsäule kann in extenso vorhanden (Urodelen) oder stark reducirt sein (Anuren). Bei weitaus der grössten Zahl der Amphibien tritt ein das Becken tragender Sacralwirbel auf, dessen Querfortsätze in ganz besonderer Weise modificirt sein können (Anuren).

Nur während der Entwickelung vorhanden, später aber bei weitaus der grössten Mehrzahl ganz verschwindend, treffen wir die Chorda bei Reptilien, Vögeln und Säugern. Die zu den Vögeln in engster genetischer Beziehung stehenden Reptilien zeigen gewöhnlich den opisthocoelen Wirbelcharakter, doch kommt es auch hier schon zur Entwicklung von fibrocartilaginösen Intervertebralscheiben (Crocodilier), ein Verhalten, das bei Vögeln und Säugethieren zur Regel wird. Die Wirbelkörper können dabei durch Sattelgelenke (Vögel) mit einander articuliren oder gerade abgestutzt und mit den Bandscheiben ohne intermediäre Höhle verbunden sein (Säuger). Stets ist ein wohl entwickelter, eine freie Beweglichkeit des Kopfes garantirender Atlas und Epistropheus vorhanden, und die bei Amphibien nur durch einen einzigen Wirbel dargestellte Halswirbelsäule streckt sich mehr und mehr in die Länge und gewinnt ebenfalls an Beweglichkeit (Vögel und Säuger). Meist sind 2—5 Sacralwirbel vorhanden, doch kann sich ihre Zahl erheblich steigern (Vögel, Edentaten). Es kommt zu einer immer schärferen Differenzirung der Wirbelsäule in einzelne Regionen, so namentlich zu einer bei den Anamnia nur sehr ausnahmsweise auftretenden Ausbildung einer Regio lumbalis (Säuger).

Geschlossene untere Bogen im Bereich des Schwanzes kommen bei Vögeln und Säugern in der Regel nicht mehr zur Entwicklung.

Schliesslich sei noch der mannigfachen Reductionen gedacht, welche

die Wirbelsäule bei Anuren, Vögeln und Primaten erleiden kann. Dieselben treten constant am distalen Ende auf, während es innerhalb der Reihe nie zum Ausfall oder zur Einschiebung neuer Elemente kommt.

---

2. Rippen.

Die Rippen stellen zwar Anhangsgebilde der Wirbelsäule dar, sind aber im Allgemeinen nicht als Sprossen oder Auswüchse derselben aufzufassen, sondern entwickeln sich selbstständig in der skeletogenen Schicht, d. h. in dem Gewebe der Urwirbel. Ihre Verbindung mit der Wirbelsäule erfolgt erst secundär. (C. Hasse, E. Fick.) In engstem Connex zu den Myocommata stehend, sind sie wie diese metamer angeordnet und durchlaufen ontogenetisch und phylogenetisch ein häutiges, knorpeliges und knöchernes Stadium. Der Ossificationsprocess ist stets ein selbstständiger, was allein genügt, um sie genetisch von der Wirbelsäule zu trennen. Ihre Ausbildung, Beweglichkeit und Zahl ist in den verschiedenen Thierkreisen eine sehr verschiedene; so stellen sie entweder nur kurze, zapfenartige, fast ganz horizontal gerichtete Anhänge der Wirbelsäule dar, oder sie wachsen länger aus und umschliessen, erst bauchwärts zum Abschluss gelangend, nach Art von Fassreifen die ganze Leibeshöhle.

Die Rippen können sich über die ganze Länge der Wirbelsäule hin erstrecken, und wir haben dieses Verhalten, wie früher schon erwähnt, den höheren und höchsten Typen gegenüber, wo eine mehr oder weniger starke Reduction derselben eintritt, als das primitivere zu bezeichnen.

FISCHE UND DIPNOËR.

Bei Amphioxus, den Cyclostomen, Chimären und manchen Rochen kann man noch nicht von Rippen sprechen, an ihrer Stelle fungirt ein von der skeletogenen Schicht auswachsender fibröser Faserzug, welcher, basalwärts von der Chorda entstehend, sich zwischen die dorsale und ventrale Schicht des grossen Seitenrumpfmuskels hinein erstrekt. Bei allen übrigen Fischen sitzen die Rippen theils knorpelig, theils verknöchert den Basalstümpfen auf, entspringen also lateral und ventral am zugehörigen Wirbelkörper. Ich hebe dies ausdrücklich hervor, weil die Fische dadurch in schroffem Gegensatz zu den höheron Vertebraten stehen. Bei den Dipnoërn, wo eigentliche Basalstümpfe fehlen, liegen die proximalen Rippenenden direkt am ventralen Umfang der Chordascheide.

Bei der Beschreibung der unteren Bogen wurde erwähnt, dass dieselben im Caudaltheil der Ganoiden gegen den Rumpf zu allmählich nicht mehr zusammenschliessen, sondern zapfenartige Anhänge darstellen, die sich weiterhin zu Rippen abgliedern können. Ich möchte daran jetzt wieder erinnern, da die Rippen der Ganoiden und wahrscheinlich auch der Dipnoër, indem sie auf die genannte Weise sich bilden, einen ganz anderen Entwicklungsplan besitzen, als er für die übrigen Wirbelthiere gilt. Sie sind, mit anderen Worten, Differenzirungen unterer Bogen.

Da bei Selachiern und Teleostiern die unteren Bogen selbst Rippen tragen können, so fallen letztere unter einen andern morphologischen Gesichtspunkt, als diejenigen der Ganoiden, und gerade so ver-

hält es sich mit den Rippen aller höheren Vertebraten. Ueberall muss man im Auge behalten, dass die im Caudaltheil auftretenden, unteren Bogen (Haemapophysen) eine Bildung eigener Art sind, welche mit Rippen genetisch nichts zu schaffen haben, also nicht aus einer Concrescenz derselben hervorgegangen sein können. Ebensowenig darf man die unteren Bogen der Amphibien und Reptilien für umgewandelte Querfortsätze halten, denn diese existiren, wie oben schon erwähnt, im Caudalabschnitt eben so gut neben den unteren Bogen fort als die Rippen. (Vergl. die Wirbelsäule der Urodelen.)

Bei Knochenfischen, z. B. bei Lophobranchiern, sowie auch bei Ganoiden (Spatularia), können die Rippen vollständig fehlen, oder kann jeder Wirbel Rippen tragen, ja bei Dipnoërn entwickeln sie sich sogar noch im Bereich des Kopfes unmittelbar hinter dem Vagusloch. Während sie bei Selachiern und vielen Knochenfischen rudimentär sind, zeigen sie sich bei andern Teleostiern und den meisten Ganoiden, namentlich bei Lepidosteus und Amia, stattlich entwickelt. Bei Sturionen, wo sie zu vier und fünf noch im Bereich des Parasphenoids vorkommen, sind sie ventral convex, kehren also ihre concave Seite der Rückenfläche des Thieres zu (Acipenser); dabei können sie aus einem oder mehreren Stücken bestehen; ihr dorsales Ende ist gewöhnlich keulig aufgetrieben, und dieses gilt auch für Polypterus (Fig. 59, I—V). Gegen die Schwanzgegend zu nehmen sie allmählich an Grösse ab und stellen schliesslich nur noch kleine rundliche Körperchen dar, die auch zu mehreren haufenweise zusammenliegen können (Acipenser).

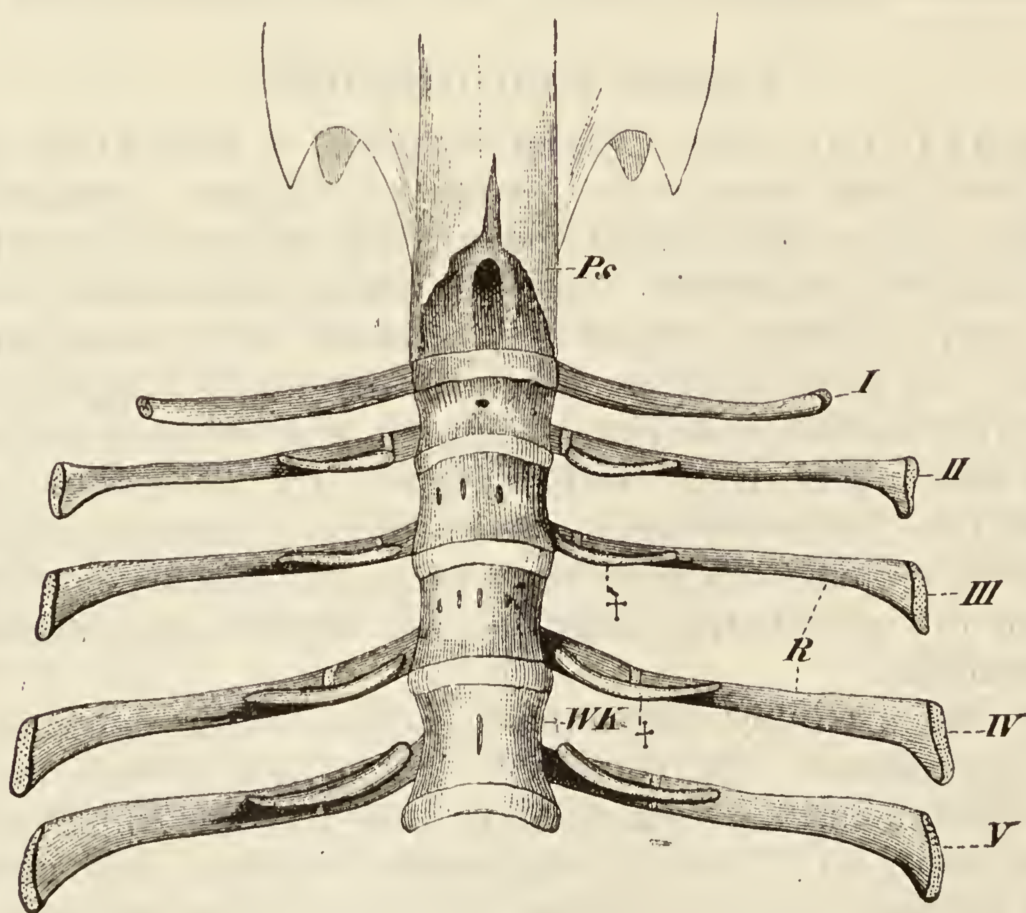


Fig. 59. Vorderende der Wirbelsäule von Polypterus, ventrale Ansicht. *Ps* Parasphenoid. *WK* Wirbelkörper I—V erste bis fünfte Rippe (*R*), †† an der Ventralseite der Basalstümpfe und der Rippen liegende Knochenspangen.

Nie kommt es bei Fischrippen, auch wenn sie noch so stattlich entwickelt sind, zu einem ventralen Zusammenschluss von beiden Seiten.

Sehr merkwürdige Bildungen finden sich bei Polypterus ventralwärts von den Basalstümpfen und den proximalen Rippenenden. Fig. 59, bei † †. Es sind dies schwach gekrümmte schlanke Knochenspangen, die proximalwärts abgerundet, peripher aber zugespitzt sind. Sie treten, mit den dorsalwärts liegenden Rippen durch straffes, fibröses Gewebe fest verbunden, vom zweiten Wirbel an auf und sind anfangs noch klein und unansehnlich, nehmen aber nach hinten allmählich so sehr zu, dass sie, bogig geschwungen, in der Gegend der Bauch- und Afterflosse selbst die Rippen an Länge übertreffen.

Die vordersten Rippen gewisser Teleostier erleiden höchst merkwürdige Umbildungen und treten in Beziehung zum Gehörorgan, worauf ich jedoch erst bei Besprechung des letzteren näher eingehen kann.

Alle Fischrippen sitzen terminal auf den Basalstümpfen und sind mit ihnen durch Knorpel verbunden.

AMPHIBIEN.

Die Rippen der **Urodelen** sind der Configuration der Wirbel-Querfortsätze entsprechend proximalwärts gabelig gespalten; die eine Spange verbindet sich mit der vom Wirbelbogen, die andere mit der basalwärts vom Wirbelkörper entspringenden Wurzel. Während letztere unzweifelhaft das Homologon der Basalstümpfe der Ganoiden und Selachier darstellt, ist die obere als eine erst von den Urodelen an auftretende und von da auf alle höheren Wirbelthiere sich fortsetzende, secundäre Erwerbung aufzufassen. In engem Connex damit steht wohl auch die oben berührte Differenz in der Genese der Rippen.

Diese Auffassung wird durch die Entwicklungsgeschichte bestätigt, insofern jede Urodelenrippe ursprünglich aus einem dorsalen und einem ventralen Stück besteht (Götte). Letzteres, welches an Länge stets praevalirt, ist phyletisch älter, denn es entspricht einer Ganoidenrippe, ersteres dagegen ist im Verein mit der oberen Wurzel des Processus transversus erst neu entstanden. Die Verwachsung beider Stücke erfolgt schon in früher embryonaler Zeit.

In ganz gleichem Sinn sind die gespaltenen Rippenenden der Reptilien und Vögel, sowie die doppelten Contactflächen der Säugethierrippen an der Wirbelsäule aufzufassen. Durch die ganze Wirbelthierreihe hindurch ergeben sich somit noch Anklänge an die phyletisch ältere, vom Wirbelkörper resp. dessen Basalstümpfen entspringende Fischrippe. Damit stimmt auch das Verhalten der ältesten, heute noch lebenden Amphibiengruppe, der Gymnophionen. Hier sieht man nämlich die obere Wurzel des Processus transversus kaum erst in schwachen Spuren auftreten und zugleich ist sie von der viel stärkeren unteren durch einen weiten Zwischenraum getrennt. Etwas Aehnliches trifft man bei sehr niedrig stehenden Salamandrinen, z. B. bei Spelerpes fuscus. Nur die vier ersten Rippen und Querfortsatzpaare sind hier gegabelt, während vom sechsten Wirbel an nur einfache, vom Wirbelkörper entspringende Fortsätze und dem entsprechend gestaltete Rippen existiren (Wiedersheim).

Die Rippen sind bei **Gymnophionen** an ihrem proximalen Ende stets gespalten, im Uebrigen aber dürftiger entwickelt als bei Urodelen. Eine Krümmung ist nur schwach ausgesprochen und dasselbe gilt auch für die Urodelenrippen, die alle ohne Ausnahme mehr oder weniger

horizontal von der Wirbelsäule nach hinten und aussen abstehen. Von einer Umschliessung des Leibesraumes ist somit hier keine Rede, ja es kommt eine solche nicht einmal bei Pleurodeles Waltlii zu Stande, welcher Molch unter allen Amphibien die längsten Rippen besitzt. Ihre spitzen, distalen Enden, die unter normalen Verhältnissen in subcutanen Lymphräumen liegen (Leydig), durchbohren sehr leicht die äussere Haut, und dies hat zu dem Mährchen Veranlassung gegeben, dass dies eine constante, specifische Eigenschaft des Thieres sei.

Die Rippen der **Urodelen** sind in der vordern Brustgegend am stattlichsten entwickelt und zeigen hie und da, z. B. beim Brillensalamander und manchen Tritonen, hackenartige Fortsätze, die schwache Anklänge an die Processus uncinati der Vogelrippen darbieten. Weiter nach hinten nehmen sie an Grösse ab, und die hintersten Rippen, welche sich noch auf die zwei ersten Caudalwirbel erstrecken können, sind nur noch kleine Knochensplitterchen von nicht näher bestimmbarer Form. Bei fossilen Formen (Stegocephalen) werden bis zu acht freie Schwanzrippen beobachtet (Credner). Abgesehen vom ersten Wirbel, sind alle übrigen Rumpfwirbel der Urodelen in der Regel mit Rippen versehen, und das Verhalten von Spelerpes fuscus, wo zwei (rippenlose) Lendenwirbel existiren, gehört, wie früher schon erwähnt, zu den Ausnahmen. (Vergl. das Capitel über die Wirbelsäule).

Die Rippen der **Anuren** sitzen ebenfalls terminal den Querfortsätzen auf, sind aber viel rudimentärer als diejenigen der geschwänzten Amphibien. Sie fliessen in der Regel nach vollendetem Wachsthum mit den langen Processus transversi zu einer Masse zusammen, oder bleiben die drei vordersten, z. B. bei Discoglossus pictus, durch eine Naht davon getrennt (Fig. 60, RR) und sind dann relativ stattlicher entwickelt. Ihre distalen Enden tragen starke, oft hackenartig gekrümmte Knorpelapophysen, was auch für die Querfortsätze der dahinter liegenden Wirbel seine Geltung haben kann. Die Rippen sind stets, der Configuration der Querfortsätze entsprechend, einfach und ohne Spur einer Bifurcation am vertebralen Ende; sie sind noch weniger gekrümmt als diejenigen der Urodelen, und von einem ventralen Zusammenschliessen ist hier noch viel weniger die Rede als bei Urodelen.

Die geringe Entwicklung der Rippen aller heutigen Amphibien ist als eine Rückbildung aufzufassen; dafür sprechen die oft nach Reptilienart den Leib umgreifenden, stark gekrümmten Rippen untergegangener Amphibiengeschlechter (Labyrinthodon Rütimeyeri).

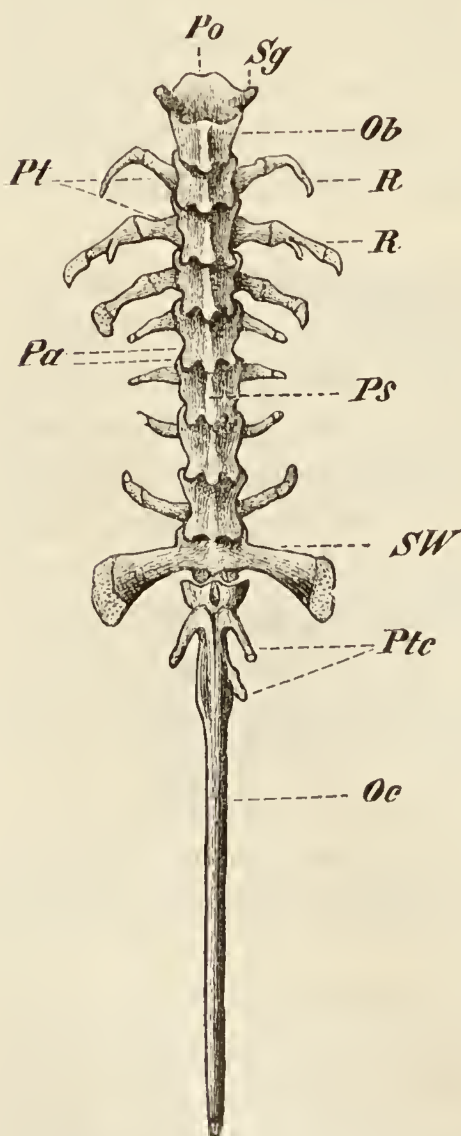


Fig. 60. Wirbelsäule von Discoglossus pictus, *Pa* Processus articulares, *Ps* Processus spinosi, *Pt* Processus transversi der Rumpfwirbelsäule, *Ptc* Processus transversi der Caudalwirbelsäule (*Os* coccygis, *Oc*) *SW* Sacralwirbel, *Ob* oberer Bogen des ersten Wirbels, *Sg* seine seitlichen Gelenkflächen, *Po* sein vorderer Fortsatz, *R* Rippen.

REPTILIEN, VÖGEL, SÄUGER.

Was die Rippen der Reptilien, Vögel und Säuger betrifft, so unterscheiden sie sich durch folgende Punkte sofort von denjenigen der Anamnia. Erstens sind sie in der Regel viel länger, und zweitens fliesst eine grössere oder geringere Zahl derselben bauchwärts unter Bildung eines sog. **Brustbeines** zusammen. Die übrigen werden als **falsche Rippen** jenen als den **wahren Rippen** gegenübergestellt (Costae spuriae, costae verae).

Unter den Reptilien besitzen die **Schlangen** die am wenigsten differenzirten Rippen, indem sie sich, abgesehen vom Atlas und Epistropheus [1]), über den ganzen Rumpf in gleichmässiger Verbreitung und Form hin erstrecken. Gegen die Regio caudalis zu nehmen sie an Länge allmählich ab, jedoch ist die in der Analgegend liegende letzte Rippe immer noch ziemlich stattlich; im Schwanztheil existiren keine Rippen, wohl aber jene, auch bei Lacerta vorkommenden, seitlichen Fortsätze. Sie stellen festgewachsene Rippen dar und nehmen nach hinten nur sehr allmählich an Grösse ab. Neben ihnen figuriren die Andeutungen unterer Bogen, so dass also letztere auch hier nicht aus Rippen resp. ihren Derivaten entstanden sein können. Ganz dasselbe gilt auch für die Lacertilier.

Die proximalen Rippenenden der Schlangen sind mit der Wirbelsäule sehr beweglich verbunden, jedoch sind sie nicht eigentlich gegabelt. Gleichwohl aber finden sich zwei Articulationsstellen sowohl an den Rippen als an den Wirbeln, dieselben stossen aber bis zu vollständiger Berührung zusammen, so dass die Gelenkfacette eine Art von Sanduhrform besitzt. Die Gelenkfacette des Wirbelbogens stellt eine nur unscheinbare, dicht unter den Processus articulares gelegene Protuberanz dar, die kaum den Namen eines Fortsatzes verdient. Viel stattlicher ist die basale Spange des Querfortsatzes entwickelt, sie gleicht einem nach vorne und unten gerichteten Zapfen.

Bei **Lacertiliern** ist das proximale Rippenende ebenfalls einfach, also nicht gegabelt, und articulirt demgemäss mit einem einfachen, auf der Grenze zwischen Körper und Bogen entspringenden Processus transversus, der an der Halswirbelsäule meistens viel weiter basalwärts am Wirbel herab sich erstreckt, als am Brusttheil und der bei Ascalaboten in zwei Höcker zerfallen kann. Rippen existiren vom dritten Halswirbel an, sie sind aber hier noch klein, von kurzer gedrungener Form, mit verbreitertem medialem und lateralem Ende. Von der sechsten oder siebenten an werden sie plötzlich viel länger, schlanker und stürzen sehr steil nach hinten ab, um endlich wieder, nach vorn sich wendend, zu drei bis vier das Sternum zu erreichen. Dabei kann man an ihnen einen verknöcherten dorsalen (vertebralen) und einen hyalinen oder kalkknorpeligen sternalen Abschnitt unterscheiden. Die letzten Sternalrippen confluiren mit zwei gracilen Knorpelhörnern, die als embryonale Ueberreste der hier nicht zur Vereinigung kommenden „Sternalleisten" anzusehen sind. (Fig. 65, Si.) (Vergl. das Sternum.)

---

1) Bei der Ringelnatter kommt am Epistropheus eine synostotisch mit dem Wirbel verschmolzene Rippe vor.

Hatteria hat hackenartige Fortsätze an den Rippen, die uns bei den Crocodiliern und Vögeln als Processus uncinati wieder begegnen werden, doch muss ich hier noch erwähnen, dass Hatteria auch Bauchrippen besitzt (vergl. pag. 86). Hinter den vier wahren Rippen liegen bei Lacertiliern gewöhnlich noch 12—14 falsche Rippen, die, allmählich immer kleiner werdend, vor dem ersten Sacralwirbel endigen. Die Sacralwirbel selbst tragen keine Rippen mehr, doch müssen solche in ihren langen Querfortsätzen enthalten sein. Ueber das Verhalten der Schwanzrippen habe ich mich oben schon bei den Crocodiliern ausgesprochen [1]).

Bei den **Cheloniern** verwachsen die vom Epistropheus an auftretenden Halsrippen mit den Wirbeln oder können sie durch eine Naht zeitlebens von ihnen getrennt bleiben. Im Rumpftheil kommt es, wie ich schon bei der Beschreibung des Hautskeletes gezeigt habe, zu einer mehr oder weniger innigen Verwachsung der Rippen mit den als Costalplatten bezeichneten Feldern des Rückenschildes. Ihr distales Ende ruht in der Aushöhlung jener Stücke, die man als Marginalplatten des Rückenschildes bezeichnet, ihr proximales entspringt ungegabelt auf der Grenze zwischen Wirbelkörper und -bogen, meistens zwischen je zwei Wirbeln. Nach Huxley existiren zwei vom Körper und Bogen abgegliederte Sacralrippen. Am Schwanze sind die Rippen wie bei Lacertiliern und Ophidiern zu fixen oder nur durch Naht verbundenen Seitenfortsätzen geworden.

Bei **Crocodiliern** existiren, wie ich dies schon bei der Wirbelsäule besprochen habe, an den Halswirbeln und auch noch in der vordern Brustregion doppelte Querfortsätze, und dementsprechend sind auch die proximalen Rippenenden gegabelt, wodurch ein Canal entsteht, der sich übrigens im Bereich des Atlas und Epistropheus nach oben öffnet, da die zugehörigen Rippen hier nur basalwärts, d. h. am Wirbelkör-

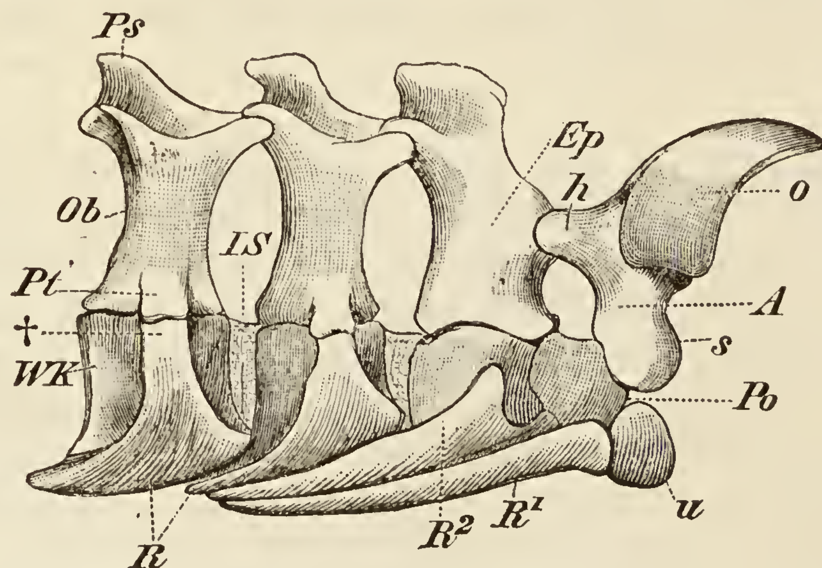


Fig. 61. Vorderer Abschnitt der Wirbelsäule eines jungen Krokodils. *WK* Wirbelkörper, *Ob* obere Bogen, *Ps* Processus spinosi, *IS* Intervertebralscheiben, *Pt* Processus transversi, von der Bogenwurzel entspringend und bei † mit den Rippen (*R*, R^1, R^2) articulirend, *A* Atlas, *o*, *s*, *u* sein oberes, seitliches und unteres Stück, *Ep* Epistropheus, bei *h* mit den Seitentheilen des Atlas articulirend, *Po* Processus odontoides.

1) Bei Anguis, Pseudopus, Chirotes u. a. erreicht keine Rippe das Brustbein, Amphisbaena und Lepidosternon fehlen mit einem Brustbein selbstverständlich auch Sternalrippen.

Bei dem fliegenden Drachen (Draco volans) verlängert sich eine Anzahl Rippen stark lateralwärts und erstreckt sich in die fallschirmartige Ausbreitung der Körperhaut hinein.

per articuliren und den Wirbelbogen, der eines Querfortsatzes gänzlich entbehrt, nicht mehr erreichen. Fig. 61, R^1, R^2.

Die ersten beiden Rippen sind länger als die nächstfolgenden, und zwar articulirt die eine mit dem unteren Schlussstück des Atlas, die andere, wie früher schon erwähnt, mit dem Zahnfortsatz des Epistropheus; der Körper des letztgenannten Wirbels besitzt keine Rippen mehr. Von dem achten Wirbel an nehmen die Rippen an Länge zu und gliedern sich in mehrere, gelenkig verbundene Abschnitte, anfangs in zwei, später in drei. Dabei wächst die vom Wirbelbogen entspringende Spange der Querfortsätze mehr und mehr in die Länge und wird, während das proximale Rippenende vom Wirbelkörper sich allmählich löst, vom zwölften Wirbel an zum alleinigen Rippenträger. Beim Crocodil erreichen neun Rippen das Sternum, beim Alligator acht. Am siebenzehnten Wirbel hängt die letzte abgegliederte Rippe, vom achtzehnten an tragen die Processus transversi nur kurze, knorpelige Apophysen. Ausser den eigentliehen Rippen existiren, wie oben schon erwähnt, bei Crocodiliern noch sog. **Bauchrippen**, und zwar acht Paare. Sie sind nicht knorpelig praeformirt, sondern nur als verknöcherte Inscriptiones tendineae, somit nur als secundäre Gebilde zu betrachten. Die Beichnung „Bauchrippen" ist also eine höchst unpassende. Sie entbehren einer vertebralen Verbindung, stossen dagegen ventralwärts in der Medianlinie zusammen. Das letzte Paar ist durch eine starke sehnige Haut mit den Schambeinen innig verbunden, ja kommt sogar mit letzteren an gewissen Stellen in direkten Contact. (Vergl. das Crocodilierbecken)



Fig. 62. Pterodactylus nach Goldfuss.
(Das Handskelet ist corrigirt.)

Bauchrippen finden sich auch bei vielen fossilen Sauriern, so z. B. bei Nothosaurus, Proterosaurus, Basiliosaurus, Pterodactylus und in sehr complicirter Anordnung bei Plesiosaurus. Sie vererbten sich auch auf Archaeopteryx und zeigen hier eine sehr feine, zarte Structur. Es sind 12—13 Paare vorhanden (Dames) (vergl. Fig. 21 *a*).

Die Halsrippen von Plesiosaurus waren denjenigen der Crocodilier sehr ähnlich; Sternalrippen dagegen scheinen die Enaliosaurier nicht besessen zu haben. Bei Ichthyosaurus waren die proximalen Rippenenden entsprechend den doppelten Tubercula der Processus transversi gegabelt. Pterodactylus besass circa 15 Rippenpaare, von denen 4—6 nach Vogelart gestaltet waren und das Sternum erreichten. Fig. 62.

Proceccus uncinati fehlen dem Pterodactylus und ob Halsrippen existiren, ist zweifelhaft. Auch Archaeopteryx entbehrte der Processus uncinati, und Sternalrippen waren nicht vorhanden; auch waren die Rippen nicht wie diejenigen der Vögel abgeplattet, sondern im Querschnitt elliptisch. Sie besassen eine sehr zarte, feine Structur, waren gekrümmt und am Ende zugespitzt (Dames). So besass also der Archaeopteryx noch nicht jenen festgefügten, auf ein grosses Flugvermögen berechneten Knochencürass der heutigen Vögel.

Die Rippen der **Vögel** stehen in nächster Verwandtschaft mit denjenigen der Crocodilier, doch gehen sie noch stärkere Modificationen ein. Dass sie vom dritten Halswirbel an mit dem Arcus und Corpus vertebrae verwachsen und dass dadurch ein Canal im Sinn der Crocodilier zu Stande kommt, habe ich bei Besprechung der Wirbelsäule schon erwähnt und verweise auf Figur 52, *R*. An den 3—4 letzten Halswirbeln gliedern sich die Rippen ab, werden frei und wachsen successive mehr in die Länge, ohne sich jedoch schon mit dem Sternum zu verbinden. Sowie dies erfolgt, gliedern sich, ähnlich wie wir dies bei manchen Reptilien sahen, alle wahren Rippen in

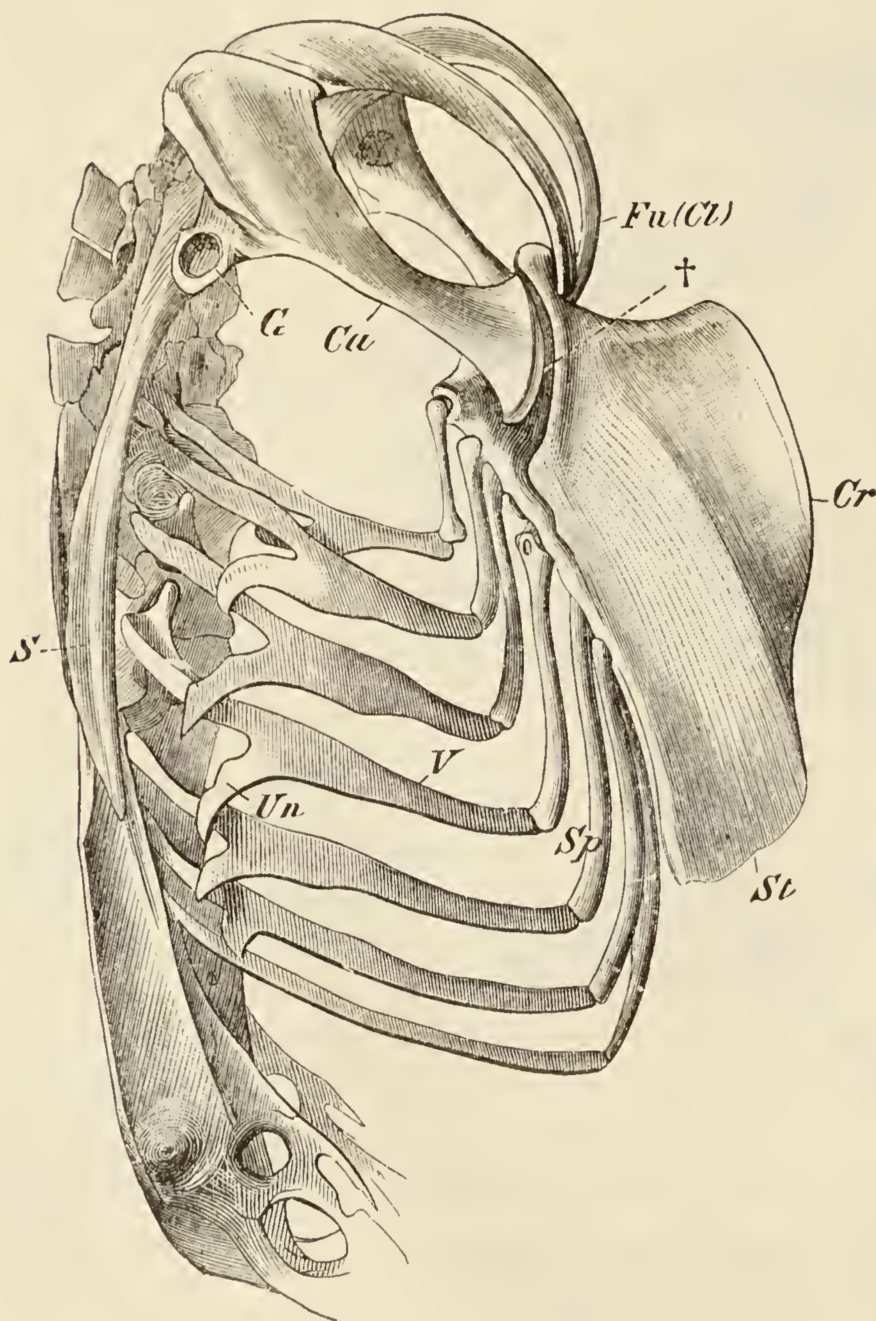


Fig. 63. Rumpfskelet eines Falken. *S* Scapula, *G* Gelenkfläche derselben für den Humerus, *Ca* Coracoid, welches mit dem Sternum (*St*) bei † gelenkig verbunden ist, *Fu* (*Cl*) Furcula (Clavicula), *Cr* Crista sterni, *V* vertebraler, *Sp* sternaler Abschnitt der Rippen, *Un* Processus uncinati.

zwei Abschnitte, einen sternalen und einen vertebralen. (Fig. 63, *V*, *Sp*.)

Letzterer ist durch die Processus uncinati *(Un)* charakterisirt, die, etwa in der Mitte ihrer hinteren Circumferenz entspringend, immer über die nächst hinteren Rippen dachziegelartig übergreifen und so ein sehr festes Gefüge zu Stande bringen.

Zu extremer Entwicklung gelangen sie bei Uria, wo sie sich bei dem mir vorliegenden Skelet über zwei Rippen hinwegschieben. Die das Sternum erreichende Rippenzahl ist nie sehr beträchtlich, doch schwankt sie bedeutend nach den verschiedenen Familien. So erreichen bei Columba und Ciconia fünf Rippen das Sternum, bei Grus cinereus acht, bei Anser neun, bei Cygnus zehn. Bei Uria Brünnichii erstrecken sich die hintersten Rippen so weit nach hinten als die Schambeine, machen dann einen scharfen Bug und wenden sich nach vorn zum Sternum; so ist der ganze Leibesraum von einem starken, festen Gitterwerk umhüllt. Als eine sehr gewöhnliche Erscheinung sehen wir den vertebralen Abschnitt der letzten Rippen mit der ventralen Fläche der Darmbeine synostotisch verlöthet, wodurch sie dem weiter distal liegenden Schambein nach Form und Lage sehr ähnlich werden können.

Bei den **Säugethieren** verwachsen die Halsrippen vollständig mit den Wirbeln unter Bildung eines Foramen transversarium; die letzte kann frei und gelenkig mit dem zugehörigen Wirbel verbunden sein. Die Zahl der mit knorpeligen oder seltener mit knöchernen Endstücken das Sternum erreichenden Rippen ist eine sehr schwankende. Das Sternum kann von den Rippen direkt (Costae verae) oder indirekt (Costae spuriae) unter Bildung eines sog. Rippenbogens erreicht werden. Kommt es nicht mehr zu letzterer Bildung, und stecken die betreffenden Rippen einfach in den fleischigen Bauchdecken, so spricht man von Costae fluctuantes. Bei Cetaceen sind die letzten Rippen ohne jegliche Verbindung mit der Wirbelsäule.

Die Costae verae und spuriae besitzen stets ein Capitulum, ein Collum, ein Tuberculum und ein Corpus (vergl. Fig. 64).

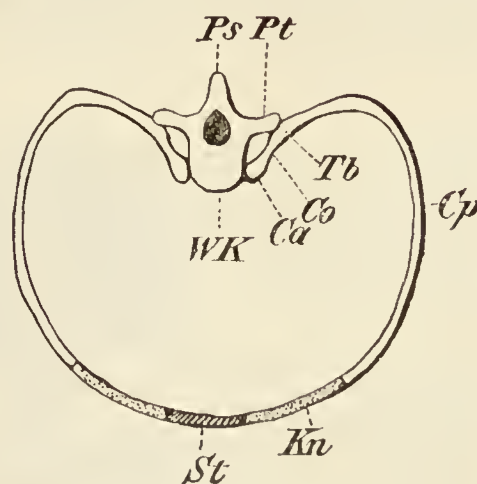


Fig. 64. Rippen-Ring des Menschen. *WK* Wirbelkörper, *Pt*, *Ps* Processus transversus und spinosus vertebrae *Cp* Corpus-, *Ca* Capitulum-, *Co* Collum-, *T* Tuberculum costae, *Kn* Rippenknorpel, *St* Sternum.

Das Capitulum articulirt in der Gegend der Intervertebralscheiben mit je zwei Wirbelkörpern, oder kommt es auch nur zur Verbindung mit einem Wirbelkörper. Die Tubercula articuliren mit der überknorpelten Ventralfläche der Querfortsätze, die ihm gewissermaassen als Strebepfeiler dienen. Auf die Homologie des Capitulum und Tuberculum einer- sowie der am proximalen Rippenende auftretenden Gabel der niederen Vertebraten andrerseits habe ich schon bei der Anatomie der Wirbelsäule aufmerksam gemacht. Bei den fluctuirenden Rippen sind alle diese Verhältnisse mehr und mehr verwischt, dabei sind sie viel kürzer und besitzen einen durchaus rudimentären Charakter.

Die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass sich auch im Bereich der Len-

den- und Kreuzbeinwirbel der Säugethiere Rippen anlegen, die aber später mit der vorderen Circumferenz der Seitenfortsätze verwachsen (Rosenberg). Dies ist speciell für den Menschen nachgewiesen, und dass derselbe vor nicht allzu langer Zeit noch ausgebildete Lendenrippen besessen haben muss, beweist das nicht seltene Vorkommen einer dreizehnten Rippe. Andererseits können wir aus dem rudimentären Charakter und den individuell schwankenden Grössenverhältnissen der elften und zwölften Rippe entnehmen, dass auch diese Rippen einem allmähligen Schwund entgegen gehen. Damit stimmt auch die durch die Entwicklungsgeschichte erhärtete Thatsache, dass sich früher mehr als sieben Rippenpaare beim Menschen mit dem Sternum verbunden haben (Ruge). Bei Chiropteren ist die Zahl der wahren Rippen noch geringer, sie beläuft sich nur auf sechs.

Es findet also eine successive Verkürzung der Brustwirbelsäule zu Gunsten einer stets sich verlängernden Lendenwirbelsäule statt, so dass wir für die ganze Wirbelthierreihe den Satz aufstellen können: Die Verringerung der Rippenzahl steht in correlativem Verhältniss zu einer höheren Entwicklungsstufe des Wirbelthierkörpers im Allgemeinen.

3. Sternum und Episternum.

Bei Fischen nirgends vorhanden, tritt uns das Brustbein (Sternum) zum ersten Mal bei **Amphibien** entgegen und zwar in der Form eines kleinen, in der Medianlinie der Brustgegend gelegenen Knorpelstückchens. Es entsteht bei Urodelen durch Verwachsung zweier, dicht hinter dem Schultergürtel gelegenen Knorpelspangen, welche in die Inscriptiones tendineae eingesprengt sind. Damit verwachsen zwei vom unteren Rand der Epicoracoide sich abschnürende Knorpellappen, so dass es also genetisch auf zwei Quellen zurückführbar ist (Götte). Bei der Bildung des Anurensternums kommen letztere allein in Betracht.

Bei Urodelen, unter welchen es nur Proteus und Amphiuma fehlt, stellt das Sternum eine in ihrer Form individuell sehr schwan-

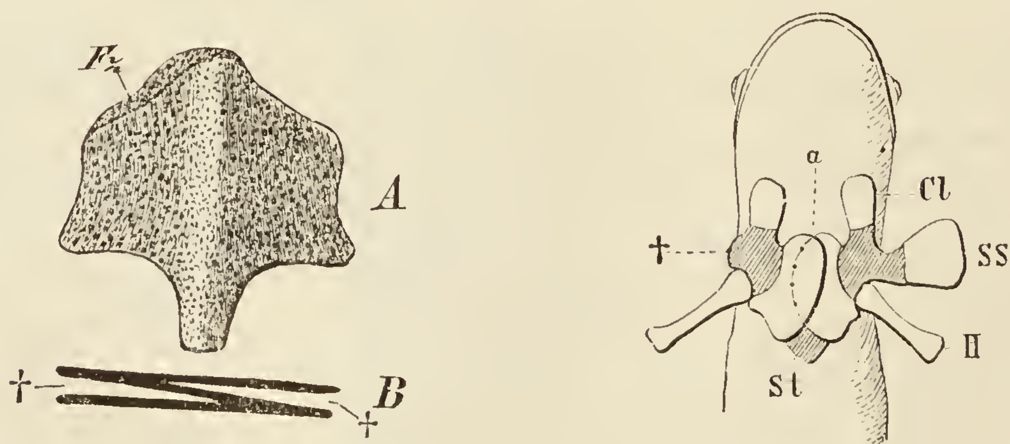


Fig. 65 und 66. *A* Sternum von Salamandra mac. von der Ventralseite gesehen. *Fz* sein Falz an oberen lateralen Rand zur Aufnahme der Coracoide. Vergl. Fig. 66, *St*, Auf der Fig. 65, *B* sieht man einen Querschnitt des Sternums mit dem Falz ††. Fig. 66. Halbschematische Darstellung des Schultergürtels und des Sternums der Urodelen. *St* Sternum, *a* Vereinigungspunkt der beiden Coracoidplatten, *Cl* Clavicula, *SS* Suprascapula, die der linken Seite quer nach aussen geschlagen, + knöcherne Scapula, *H* Humerus.

1) Vergl. das im Capitel über die Wirbelsäule mitgetheilte Verhalten der Rippen zum Beckengürtel.

kende schaufelartige, hyaline Knorpelplatte dar, welche auf ihrer schwach gewölbten Ventralfläche eine Muskelleiste trägt. Ihr Hinterrand erscheint stielartig ausgezogen, und ihre Seitenränder sind in eigenthümlicher, in der Entwicklungsgeschichte begründeter Weise eingefalzt (Fig. 65, *A* bei *Fz*, *B* bei ††) und dadurch geeignet zur Aufnahme der medialen Ränder der Coracoide resp. Epicoracoide.

Anschlüsse an dieses Verhalten zeigen manche Anuren, wie z. B. Bombinator, Alytes, Pipa und Discoglossus. Bei allen diesen ist nämlich das Sternum mit dem Schultergürtel nur lose verbunden und an seinem oberen Rand in zwei Lappen gespalten, zwischen welche sich die Coracoide mit ihren unteren Rändern einfalzen. (Fig. 67 bei Co^1 und *St.*) An seinem Hinterrand kann es, wie z. B. bei Discoglossus pictus und Bombinator, in zwei lange divergirende Hörner ausgezogen sein. (Fig. 67, *a*, a^1.)

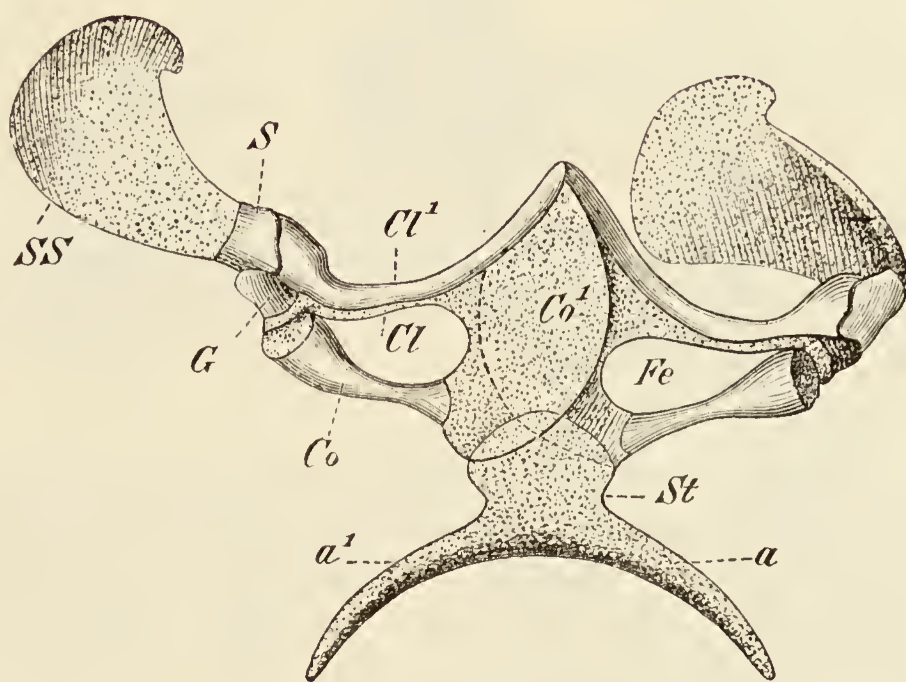


Fig. 67. Schultergürtel und Sternum von Bombinator igneus. *St* Sternum mit seinen beiden Ausläufern (*a*, a^1), *S* Scapula, *SS* Suprascapula, auf der linken Seite in situ, rechterseits horizontal ausgebreitet, *Co* Coracoid, Co^1 Epicoracoid, welches sich jederseits in den oberen Sternalrand einfalzt, *Cl* knorpelige, Cl^1 knöcherne Clavicula, *Fe* Fensterbildung zwischen Clavicula und Coracoid, *G* Gelenkpfanne für den Humerus.

Bei Raniden und anderen Anurenfamilien stellt es einen zapfenartigen Anhang des Schultergürtels dar, welcher theils knöchern (Fig. 68, *St*), theils knorpelig (*Kn*) dem Hinterrand der knorpeligen Ausfüllmasse zwischen beiden Coracoiden angefügt ist.

Ueber das Brustbein der fossilen Amphibien ist nichts Sicheres bekannt, und man kann aus dem Fehlen von Spuren nur vermuthen, dass es in den meisten Fällen oder gar immer knorpelig gewesen sein muss. Die sog. Brustplatten der Labyrinthodonten und Ganocephalen haben, als zum Hautskelet gehörig, nichts damit zu schaffen.

Absichtlich wurde bis jetzt von der gewöhnlichen Behandlung des vorliegenden Stoffes abgesehen und die Entwicklungsgeschichte des Sternums der Amphibien noch gar nicht berührt. Es geschah dies aus dem Grunde, weil eine Behandlung dieser Frage erst zulässig erscheint, nachdem die Genese des Brustbeins aller Amnioten von uns festgestellt sein wird.

Bei den **Amnioten** entsteht das Sternum stets in paariger Anlage durch eine Verschmelzung von Rippen. Diese fliessen nämlich jederseits

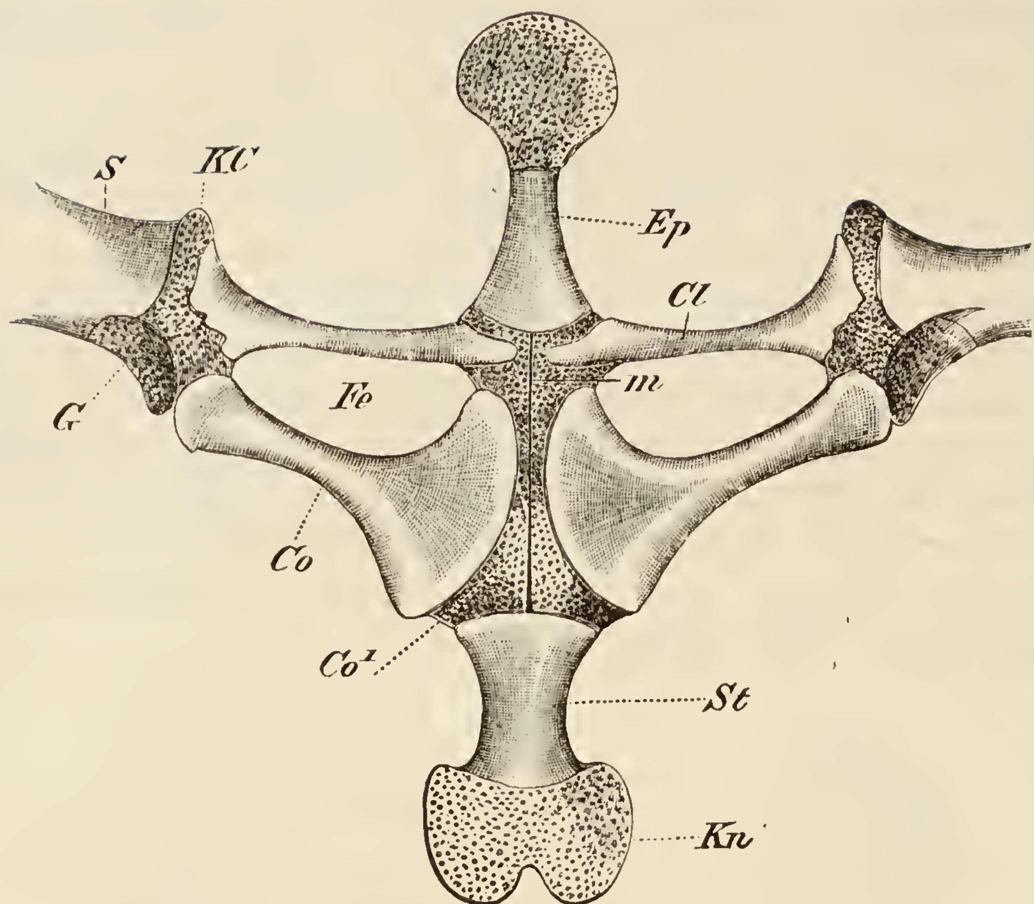


Fig. 68. Ventraler Theil des Schultergürtels von Rana esculenta. *St* knöchernes, *Kn* knorpeliges Sternum, *S* Scapula, *KC* Knorpelcommissur zwischen letzterer und der Clavicula (*Cl*), *Co* Coracoid, *Co*[1] Epicoracoid, *m* Nahtverbindung zwischen beiden Epicoracoiden, *G* Gelenkpfanne für den Humerus, *Fe* Fensterbildung zwischen Coracoid und Clavicula, *Ep* Episternum.

ventralwärts zu einem knorpeligen Streifen („Sternalleiste") zusammen, und indem sich beide Hälften medianwärts bis zur vollständigen Vereinigung entgegenwachsen, kommt es schliesslich zur Bildung einer unpaaren, knorpeligen Sternalplatte. Ist diese vollendet, so beginnen die Rippen sich von ihr abzugliedern resp. sich mit ihr in Gelenkverbindung zu setzen.

Je nach verschiedenen Thiergruppen geht eine sehr wechselnde Anzahl von Rippen in die Bildung des Sternums ein, stets aber beginnt der Process in den vordersten Rippen und schreitet successive nach hinten fort. In ganz gleicher Richtung erfolgt auch die Vereinigung der anfangs getrennten Sternalhälften. Dass sich in gewissen Gruppen der Mammalia auch noch die Schlüsselbeine am Aufbau des Brustbeins betheiligen können, dass man also hier ein claviculares und costales Sternum (Götte) unterscheiden kann, werden wir später sehen.

Das Sternum kann entweder hyalinknorpelig bleiben oder kommt es zur Bildung von Kalkknorpel (Reptilien) oder Knochensubstanz (Vögel und Säuger).

Nachdem wir so den, sämmtlichen Amnioten zu Grunde liegenden, einheitlichen Entwicklungsplan festgestellt haben, ist die Frage nach der Entstehung des Amphibiensternums spruchreif geworden. Zwei Möglichkeiten ergeben sich für deren Beantwortung: entweder wir statuiren für diese Thierklasse eine ganz eigenartige Entstehung desselben unter der Form einer local auftretenden Verknorpelung einer Inscriptio tendinea (Götte), oder aber nehmen wir mit Gegenbaur und Ruge an, dass die Amphibienrippen in ihrer heutigen Form eine Rückbildung darstellen. Daraus würde sich — und dafür sprechen, wie oben erwähnt, zahlreiche paläontologische Thatsachen sowie die nahe Verwandtschaft mit

den Ganoiden — die Consequenz ergeben, dass in früheren Zeiten die Amphibienrippen eine ungleich grössere, zu der Bildung eines Sternums im Sinn aller höheren Vertebraten tendirende Entwicklung besassen. Von diesem Gesichtspunkt aus hätten wir das heute noch existirende Sternum als letztes spärliches Ueberbleibsel aus einer uralten Zeit aufzufassen und würden es damit aus seiner gänzlich unerklärt dastehenden Sonderstellung befreien können.

Das Brustbein der **Saurier** und **Scinke** erinnert in seiner Form an dasjenige mancher Urodelen; es stellt eine flache, hie und da von zwei Löchern durchbohrte Raute dar (Agamen) mit vorderer, hinterer, sowie zwei seitlichen Spitzen. Die oberen Ränder sind, wie bei vielen Amphibien, gespalten zur Aufnahme der Coracoide, die unteren tragen die vier Rippenpaare. (Fig. 69.)

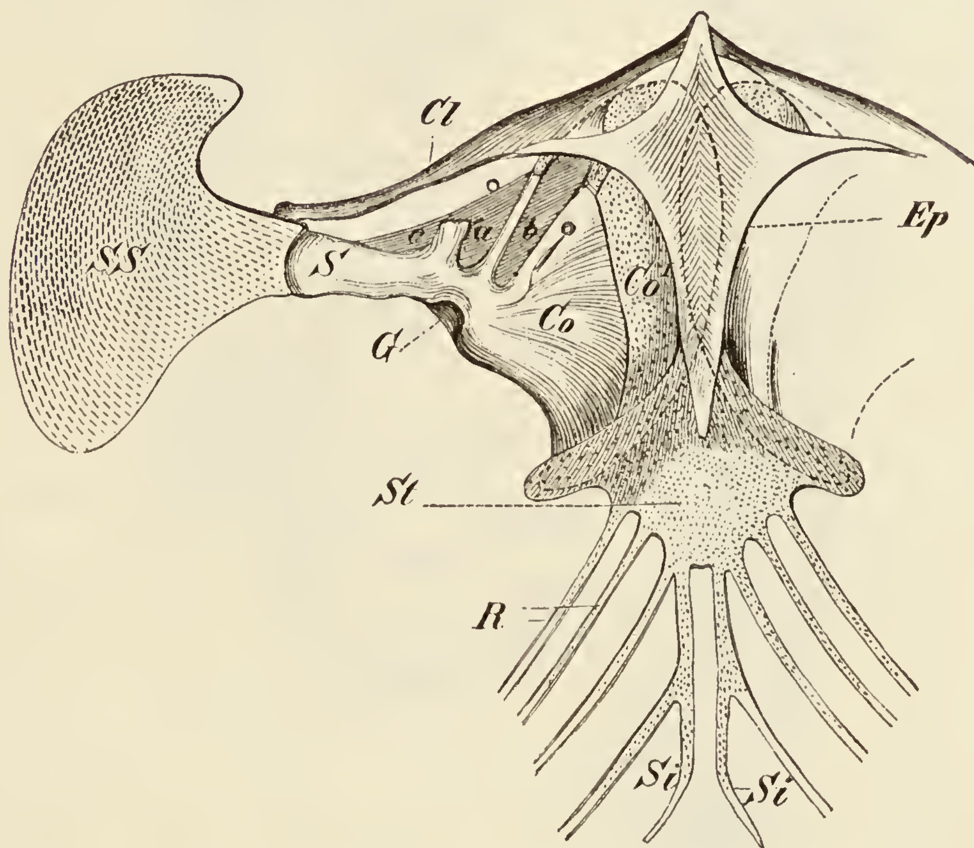


Fig. 69. Schultergürtel und Sternum von Hemidactylus verrucosus. *St* Sternum, *R* Rippen, *Si* Knorpelhörner (Sternalleisten), an welche sich die letzte Rippe anheftet, *SS* Suprascapula, *S* Scapula, *Co* Coracoid, *Co*¹ knorpeliges Epicoracoid, *Ep* Episternum, *a*, *b*, *c* durch Membranen verschlossene Fensterbildungen im Coracoid, *Cl* Clavicula, *G* Gelenkpfanne für den Humerus.

Der am Hinterrand des Sternums vieler Saurier hervorragenden, in der Mittellinie nicht zur Vereinigung kommenden „Sternalleisten" habe ich bei Besprechung der Rippen schon gedacht. Ich will hier nur noch erwähnen, dass auch Reptilien existiren (z. B. Acontias meleagris), bei denen die beiden Sternalhälften zwar einander sehr nahe liegen, das ganze Leben aber nicht zur Vereinigung kommen.

Die Chelonier und Ophidier besitzen kein Sternum, und was man bei den ersteren früher dafür gehalten hat, gehört zum Hautskelet.

Das Brustbein der **Crocodilier** besteht aus einer rhombischen Platte aus Knorpelknochen, in deren Seitenrändern vorn die Ossa coracoidea, hinten zwei Sternalrippenpaare gelenken. Der hintere Winkel der Brustplatte verlängert sich zu einer in der Linea alba gelegenen Spange, die zuletzt in zwei divergirende, hornartige Fortsätze ausläuft. Mit dieser Verlängerung treten sechs Rippenpaare in Verbindung.

Bei Dinosauriern (Brontosaurus excelsus) besteht das Sternum im Alter aus zwei, in der Mittellinie ursprünglich wahrscheinlich durch Knorpel vereinigten flachen Knochenplatten, die wiederum durch Knorpel mit dem Unterende der Coracoide verbunden waren. Diese Form des Sternum erinnert sehr an diejenige von Straussenembryonen. Bei jüngeren Dinosauriern scheint das Sternum lange knorpelig geblieben zu sein (Marsh).

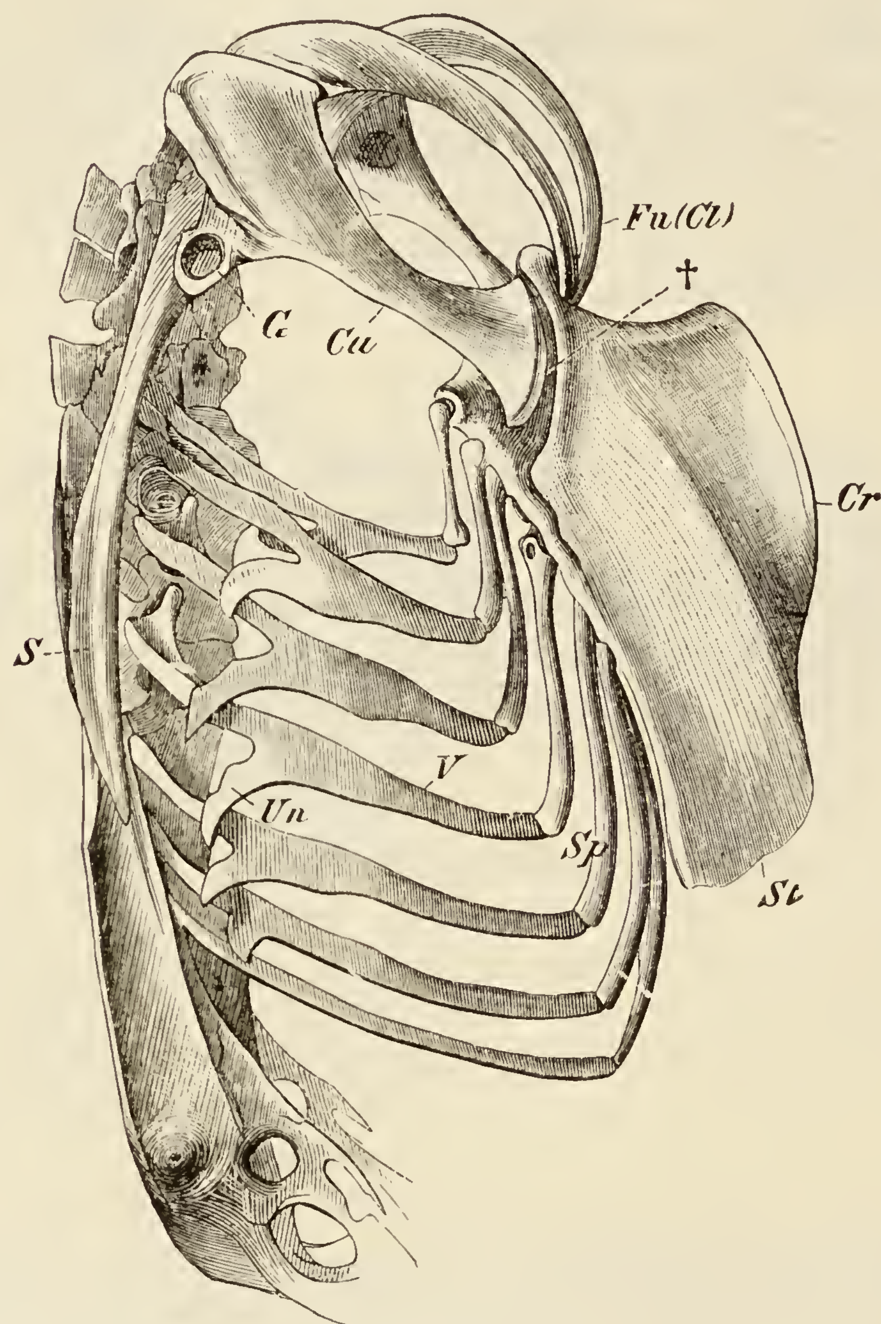


Fig. 70. Rumpfskelet eines Falken. *S* Scapula, *G* Gelenkfläche derselben für den Humerus, *Ca* Caracoid, welches mit dem Sternum (*St*) bei † gelenkig verbunden ist, *Fu* (*Cl*) Furcula (Clavicula), *Cr* Crista sterni, *V* vertebraler, *Sp* sternaler Abschnitt der Rippen, *Un* Processus uncinati.

Sichtlich aus dem Sternum der Reptilien heraus entwickelt ist das Sternum der **Vögel.** Schon sehr früh von den Rippen sich abgliedernd, ist es stets gut verknöchert und stellt eine stattliche, stark gewölbte Platte dar, auf deren Ventralseite in Anpassung an die Muskulatur resp. an das Fluggeschäft ein höherer oder niedrigerer Kamm (Crista sterni, Aves carinatae) aufsitzen kann. Derselbe kann in seinem Innern bei Schwimmvögeln ein grösseres oder kleineres Stück der Luftröhre beherbergen. Was seine Entstehung und morphologische Bedeutung betrifft, so komme ich später noch einmal darauf zurück.

Bei Ratiten, wie auch bei Pterodactylus fehlt derselbe, und hier wie dort stellt das Brustbein einen glatten, ventralwärts stark gewölbten, knöchernen Schild dar. Am Vorderrand sind wie bei Amphibien und Reptilien die Coracoide eingelassen, seitlich articuliren die Rippen.

Das Sternum von Archaeopteryx ist gänzlich unbekannt. Es ist aber aus den auf den Flug hinweisenden (im Gegensatz zu dem Dunengefieder der Ratiten) Schwungfedern sowie aus der wenigstens spurweise vorhandenen Furcula mit Sicherheit auf die Existenz einer Crista sterni zu schliessen. Da die Bauchrippen sehr weit nach vorne reichen, so kann das Sternum jedenfalls nur von geringer Ausdehnung gewesen sein (Dames).

In der Nähe des Hinterrandes existiren am Vogelsternum häufig Oeffnungen oder Ausschnitte, die von fibrösen Membranen ausgefüllt sind; am stärksten sind sie bei den Gallinacei entwickelt. Die dieselben begrenzenden Knochenspangen, welche man Processus abdominales nennt, können in knorpelige Apophysen auslaufen, wie z. B. bei Picus viridis u. v. a. Ihre Ausbildung steht in engstem Connex zur Musculatur und dadurch indirect zum Flugvermögen.

In das Brustbein der **Säuger** geht gewöhnlich eine ungleich grössere Anzahl von Rippen ein als in dasjenige der Reptilien und Vögel, eine Ausnahme aber bilden die Cetaceen, wo es nur mit sehr wenigen (1—3) Rippen verbunden ist. Anfangs aus einer zusammenhängenden Knorpelplatte bestehend, gliedert es sich mit dem auftretenden Ossificationsprozess in verschiedene, hinter einander liegende Knochenlamellen. So kann z. B. bei Thieren, welche eine mit dem Sternum sich verbindende Clavicula besitzen, der vorderste Abschnitt sich zu einem sog. Manubrium verbreitern[1]). Nach hinten schliesst sich dann der eigentliche Körper und an diesen ein Schwertfortsatz (Processus xiphoideus s. ensiformis) an. Letzterer entsteht ursprünglich paarig und ist in genetischer Beziehung ebenfalls auf Rippen zurückzuführen. So existirt beim Menschen ein embryonales Stadium, wo mit dem Processus ensiformis noch das achte Rippenpaar verbunden ist. Er entsteht entweder von vornherein selbstständig oder als direkte Rückwärtsverlängerung der Sternalleisten, wovon er sich erst später abgliedert (Ruge). Weiterhin vereinigen sich dann beide Hälften zu einer unpaaren Platte, welche, wie das Manubrium, von einem besonderen Ossificationspunkt aus verknöchert. Der Schwertfortsatz fällt somit unter denselben entwickelungsgeschichtlichen Gesichtspunkt wie das Sternum selbst.

Im Corpus sterni entsteht eine wechselnde Zahl von Ossificationspunkten, die häufig paarig und in Querreihen angeordnet sind. Ein so gestaltetes Sternum besitzen z. B. die Primaten, Nager und Insectivoren, und es kann sich bei manchen, die eine fliegende Lebensweise führen, auf der Vorderfläche desselben eine Muskelleiste entwickeln, welche funktionell mit derjenigen der Vögel übereinstimmt. Das Manubrium ist, wie oben schon angedeutet, nicht nur costalen, sondern hauptsächlich clavicularen Ursprungs, indem sich die Sternalenden der Schlüsselbeine ebenfalls an seinem Aufbau betheiligen (vergl. den Abschnitt über das Episternum) (Götte).

---

1) Nach B. Lindsay kann es kaum einem Zweifel unterliegen, dass das Manubrium sterni der Säuger, wie auch gewisse Fortsätze am vorderen Abschnitt des Vogelsternums ihren Ursprung den früher in stattlicher Entwicklung vorhandenen Halsrippen verdanken.

Während nun das Brustbein der Primaten die Form eines schlanken Keiles mit vorderer Basis und hinterer Spitze besitzt, begegnet uns das umgekehrte Verhalten bei solchen Säugern, welche keine Clavicula besitzen. Hier schaut das sich verjüngende Ende kopfwärts, und das ganze Brustbein ist in eben so viele hintereinander liegende Stücke gegliedert, als sich Rippen damit verbinden. (Fig. 71.)

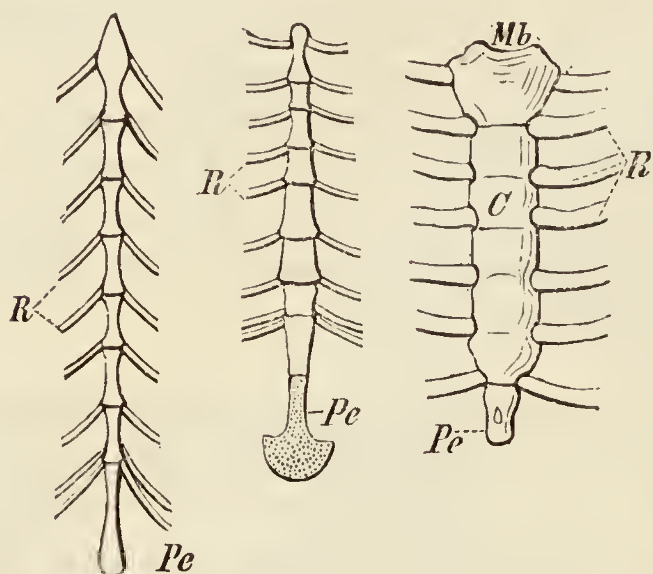


Fig. 71. A. Brustbein vom Fuchs,
B. „ „ Walross,
C. „ „ Menschen.
Mb Manubrium
C Corpus } sterni,
Pe Processus ensiformis
R, *R* Rippen.

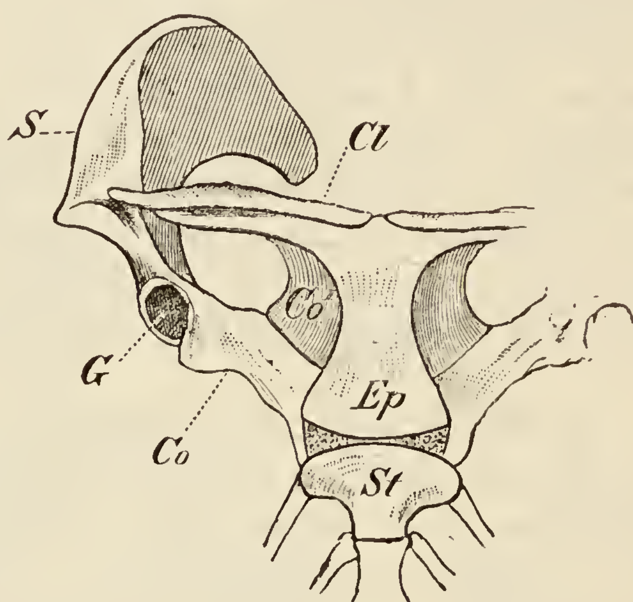


Fig. 72. Schultergürtel von Ornithorhynchus paradoxus. *St* Sternum, *Ep* Episternum, *Co* Coracoid, *Co*[1] Epicoracoid, *S* Scapula, *Cl* Clavicula, *G* Gelenkpfanne für den Humerus.

Letztere articuliren dann stets zwischen je zwei zusammenstossenden Stücken (Carnivoren, Ungulaten).

Bei Edentaten besteht das Sternum aus einer Anzahl hintereinander liegender, beweglich mit einander verbundener Stückchen. Dorsalwärts von diesen schieben sich die Rippen gegen die Mittellinie vor und sind hier durch fibröses Gewebe mit einander verbunden. Bei Bradypus tridactylus kommen die Vorderenden der Rippen sogar zwischen je zwei kleine, vollkommen von einander getrennte Sternalstückchen zu liegen, der Art, dass je eines der letzteren kopf-, das andere beckenwärts schaut (C. K. Hoffmann) Bei Monotremen allein unter allen Säugethieren verbinden sich die von der Scapula wohlgesonderten Coracoide noch gelenkig mit dem Sternum. Fig. 72.

4. Episternum.

In allen Fällen, wo in Verbindung mit dem Sternum jener Knochentheil auftritt, den man mit dem Namen **Episternum** bezeichnet, ist derselbe genetisch auf die sternalen, später sich abschnürenden Schlüsselbeinenden zurückzuführen, so dass bei Mangel einer Clavicula nie von einem Episternum die Rede sein kann. Die Verbindung des letzteren mit dem Sternum geschieht entweder nur durch Band- oder Knorpelmasse (Amphibien, Reptilien) oder kommt es zwischen beiden zu einer synostotischen Vereinigung. In allen Fällen bleiben die Schlüsselbeine mit dem Episternum in Contact.

Zum ersten Mal begegnet uns ein Episternalapparat bei vielen ungeschwänzten Batrachiern, wo er aus einer schaufelförmigen, der

vorderen Circumferenz des Schultergürtels aufsitzenden Knorpellamelle besteht, welche theilweise verknöchern kann.

Die in der Medianebene sich verbindenden Claviculae wachsen aber nicht nur nach vorne zu der eben besprochenen Episternalplatte aus, sondern keilen sich bei manchen Anuren, wie z. B. bei Rana, zwischen die Epicoracoidplatten hinein, mit denen sie verwachsen (Götte). Bufo, Pipa, Bombinator, sowie sämmtliche Urodelen besitzen keinen Episternalapparat. Bei den Reptilien stellt das Episternum eine kreuz- und T-förmige, dünne Knochenlamelle mit eingebauchten Seitenrändern und spitz ausgezogenen Ecken dar, die bei den heutigen Reptilien so wenig wie ihr Mutterboden, die Clavicula, knorpelig praeformirt ist.

Sie ist mit der Ventralseite des Sternums sehr fest, ja hie und da, wie z. B. bei Agamen, untrennbar verlöthet. Gerade hier ist sie sehr rudimentär, ja fast verschwindend klein und besitzt jene Form, wie sie uns im Episternalapparat von Ichthyosaurus wieder entgegentritt. Bei letzterem mag sie, so gut wie bei den Agamen, mit den Schlüsselbeinen durch Bandmasse enge verbunden gewesen sein.

Den Cheloniern und Ophidiern fehlt mit dem Sternum auch ein Episternum, obwohl bei den ersteren eine wohlausgebildete Clavicula vorhanden ist. Bei Crocodiliern dagegen ist ein Episternum vorhanden, obgleich hier die Schlüsselbeine nur durch fibröse Membranen vertreten sind. Die Existenz eines Episternums weist aber darauf hin, dass hier in frühen Embryonalstadien wirkliche Schlüsselbeine vorhanden gewesen sein müssen. Chamaeleon und Anguis besitzen kein Episternum, und auch von Dicynodonten und Ornithosceliden ist meines Wissens in dieser Beziehung nichts bekannt, ebenso wenig von Plesiosaurus. Der Knorpel scheint bei allen diesen eine grosse Rolle gespielt zu haben.

Nach Götte wachsen bei Vögeln in embryonaler Zeit die ventralen Enden der Schlüsselbeine über das noch knorpelige Sternum eine weite Strecke herunter. Sie sind dabei vom oberen Sternalrand wie abgeknickt und liegen in Form von zwei Leisten enge zusammen neben der Mittelinie. Später verwachsen sie unter Abschnürung von dem Schlüsselbein (Furcula) sowohl unter einander als mit dem Brustbein zu einer Knochenmasse und stellen endlich das dar, was man mit Crista sterni bezeichnet. Den Ratiten fehlt ein Episternum.

Dieser Darstellung von Götte steht eine andere von W. K. Parker und Beatrice Lindsay gegenüber. Nach diesen beiden Autoren haben die Schlüsselbeine (Furcula) mit der Crista sterni gar nichts zu schaffen, sondern letztere entsteht als eine secundäre Apophysenbildung des Sternums selbst. Aehnlich fasst der erstgenannte Autor das Episternum der Anuren nur als einen oralwärts sich erstreckenden Auswuchs des Schultergürtels auf, der mit dem Episternum der Reptilien gar nichts gemein habe. Parker fügt noch hinzu, dass man bis jetzt gewohnt gewesen sei, die heterogensten Bildungen unter dem Begriff des Episternums zu vereinigen. — Ich gebe diese auf einem mündlichen Bericht seines Sohnes, des Professor W. N. Parker, beruhende Notiz mit aller Reserve.

Bei manchen Säugern zerfällt das Episternum nach seiner Abschnürung in drei Theile, einen mittleren dolchförmigen und zwei seitliche kugelförmige. Bei Marsupialiern und Monotremen per-

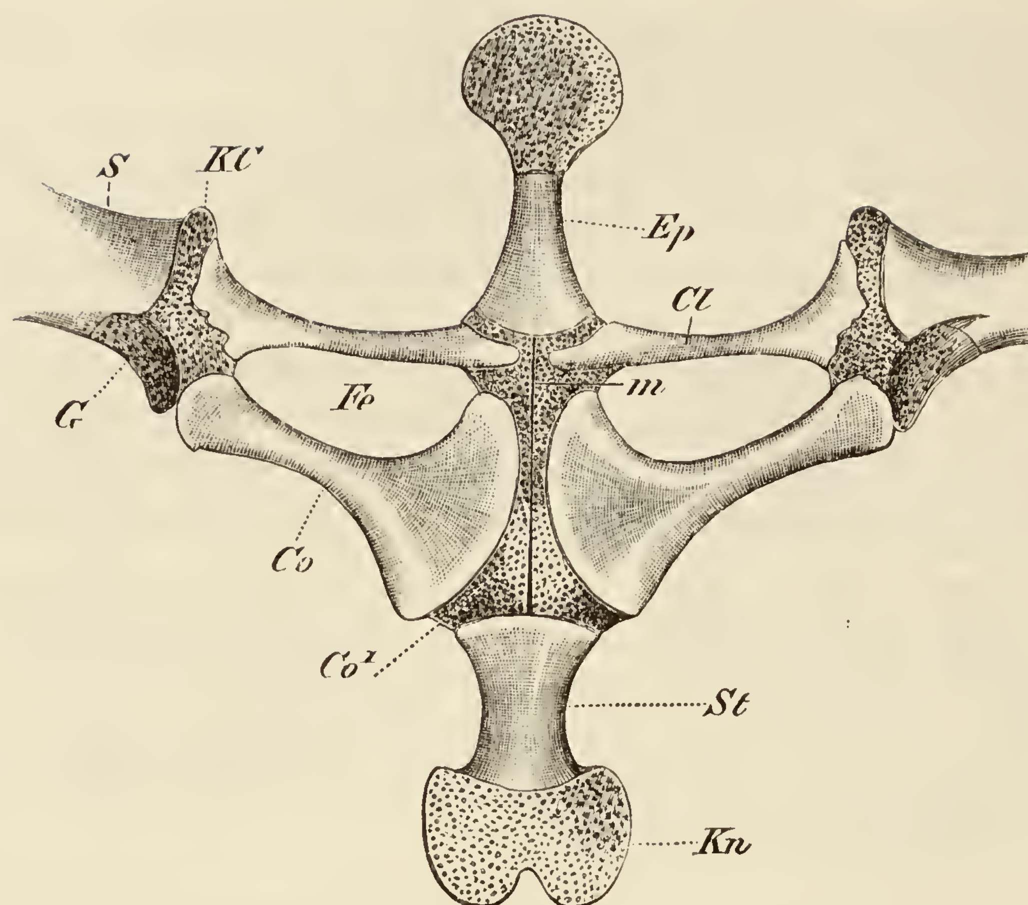


Fig. 73. Ventraler Theil des Schultergürtels von Rana esculenta. *St* knöchernes, *Kn* knorpeliges Sternum, *S* Scapula, *KC* Knorpelcommissur zwischen letzterer und der Clavicula (*Cl*), *Co* Coracoid, *Co*[1] Epicoracoid, *m* Nahtverbindung zwischen beiden Epicoracoiden, *G* Gelenkpfanne für den Humerus, *Fe* Fensterbildung zwischen Coracoid und Clavicula, *Ep* Episternum.

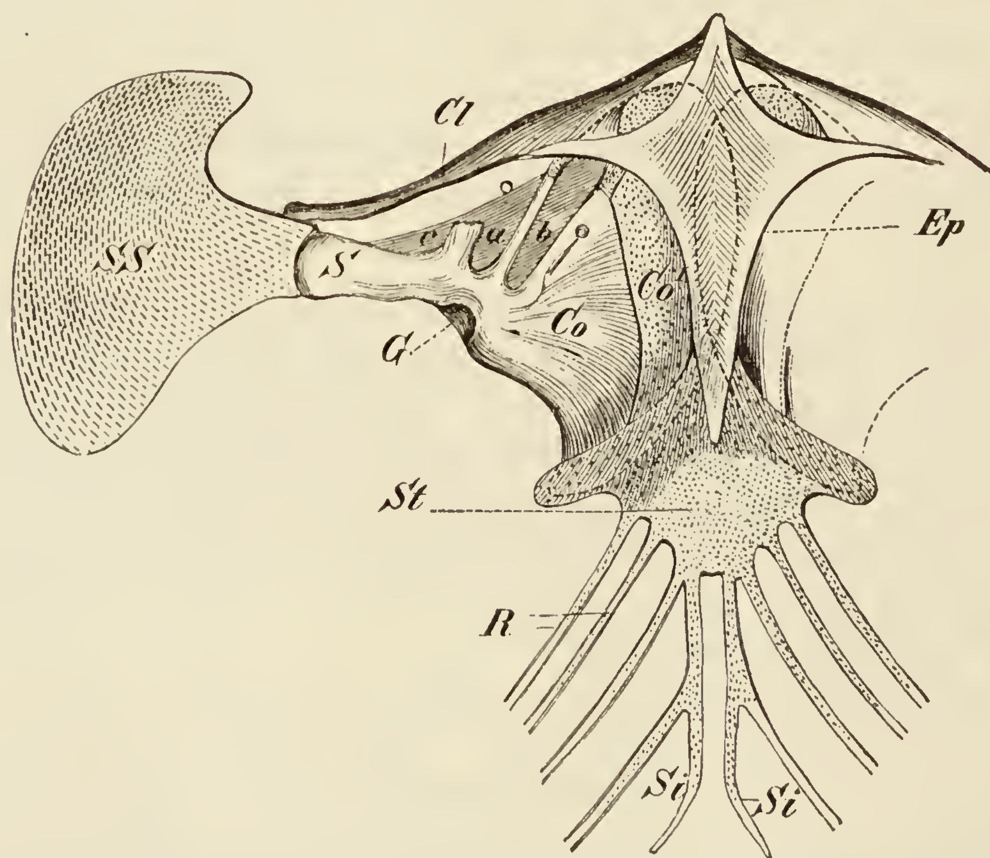


Fig. 74. Schultergürtel und Sternum von Hemidactylus verrucosus. *St* Sternum, *R* Rippen, *Si* Knorpelhörner (Sternalleisten), an welche sich die letzte Rippe anheftet, *SS* Suprascapula, *S* Scapula, *Co* Coracoid, *Co*[1] knorpeliges Epicoracoid, *Ep* Episternum, *a*, *b*, *c* durch Membranen verschlossene Fensterbildungen im Coracoid, *Cl* Clavicula, *G* Gelenkpfanne für den Humerus.

sistiren alle drei und stellen einen vom Vorderende des Sternums abgegliederten Fortsatz dar, der wie bei Reptilien seitlich in zwei Hörner ausläuft und mit den Schlüsselbeinen in Verbindung tritt. (Vergl. Fig. 72).

Bei andern Säugern, wo es zu einer eigentlichen Gelenkbildung zwischen Episternum, Clavicula und Brustbein kommt, verschmilzt das

Mittelstück mit dem Manubrium oder mit dessen Periost, und nur die Seitentheile persistiren in Form der Cartilagines interarticulares (Primaten) oder gehen auch sie zu Grunde, und es erhält sich als letzter Rest nur ein fibröses Band zwischen Clavicula und Sternum (Chiropteren).

Zusammenfassung der im vorigen Capitel über die Rippen, das Sternum und Episternum gewonnenen Resultate.

Wie die Wirbelsäule, so durchlaufen auch die als selbstständige Bildungen in den Myocommata sich anlegenden **Rippen** drei Entwickelungsstadien, ein häutiges, knorpeliges, und knöchernes. Bei Fischen in der Regel noch an der ganzen Wirbelsäule hin sich erstreckend, tritt in der aufsteigenden Wirbelthierreihe eine fast stetig fortschreitende Beschränkung in ihrer Zahl ein. Gleichwohl aber existiren bis zum Menschen hinauf in foetaler Zeit noch die Anlagen von zahlreichen Rippen, die später nicht zu selbständiger Ausbildung gelangen, und weisen so auf das frühere Verhalten zurück. Während sie aber bei Fischen, sowie auch in der ganzen Amphibienreihe, wo sie eine bedeutende Verkümmerung erfahren haben, den Leibesraum nie ganz umschliessen, d. h. ventralwärts nie ganz zur Vereinigung kommen, ist dies zum erstenmal bei Reptilien der Fall, und dieses Verhalten setzt sich von hier bis auf die Säugethiere fort.

Ursprünglich, d. h. bei Fischen, nur mit dem Wirbelkörper articulirend, kommt es von den Ampibien an zu einer zweiten, im Bereich des Wirbelbogens liegenden Gelenkverbindung, und Hand in Hand damit erscheint das proximale Rippenende gabelig gespalten. Mit einer Veränderung der mechanischen, im Interesse des Respirationsprocesses liegenden Verhältnisse tritt zum erstenmal in der Reihe der Reptilien eine Abgliederung der Rippen in ein dorsales (vertebrales) und ventrales (sternales) Stück auf, wovon ersteres mit Hackenfortsätzen versehen sein kann.

Neben den eigentlichen Rippen treten auch noch an der Ventralseite des Rumpfes sogenannte **Bauchrippen** auf. Sie scheinen nie knorpelig praeformirt zu sein und entstehen aus einer directen Verknöcherung sehniger Gewebspartieen der Bauchmuskulatur. Sie finden sich nur bei wenigen der heutigen Reptilien, besassen aber in den untergegangenen Vertretern dieses Thierkreises eine sehr weite Verbreitung und vererbten sich auch noch auf die Vorfahren der heutigen Vögel.

Die oben erwähnte ventrale Vereinigung der Rippen erfolgt mittelst des **Brustbeines (Sternum)**, welches genetisch selbst wieder auf Rippen, d. h. auf einen Zusammenfluss der ventralen Enden von solchen zurückführbar ist. Bei Fischen noch ganz fehlend, tritt es uns bei Amphibien in sehr verkümmerter Form entgegen und erlangt auch bei Reptilien noch keine sehr hohe Stufe seiner Ausbildung. Es mag dies auf einem doppelten Grunde beruhen, einmal auf der noch keine besonders starke Entfaltung zeigenden Musculatur der vorderen Extremität und zweitens auf den Organisationsverhältnissen des Schultergürtels. Es treten nämlich hier die später noch genauer zu betrachtenden breiten Coracoid- oder Epicoracoidplatten durch ihren ventralen Zusammenschluss gewissermassen als Schutzorgane der Leibes-

Contenta (Herz, Lungen) und als Ursprungspunkte für die Musculatur compensatorisch ein. Erst wenn diese in der aufsteigenden Thierreihe eine Rückbildung erfahren, müssen, unter gleichzeitiger, gewaltiger Entwicklung der vorderen Extremität als eines Flug- und Greiforgans, die betreffenden Muskelgruppen neue, besser fixirte Ursprungspunkte gewinnen und diese erscheinen gegeben durch die Ausbildung eines umfangreichen, durch Rippen und Schlüsselbeine gestützten Sternums.

Was den **Episternalapparat** betrifft, so hat er in morphologischer Beziehung noch manches Dunkle und entzieht sich so einer sicheren Beurtheilung. Bei Fischen, Dipnoërn, Gymnophionen und Urodelen noch ganz fehlend, tritt er zuerst bei gewissen Familien der Anura in die Erscheinung und stellt hier einen oralwärts sich erstreckenden knorpelig-knöchernen Anhang des Schultergürtels dar. Bei Reptilien liegt er an der Bauchfläche des Schultergürtels in Form einer dünnen Knochenlamelle; über sein Vorkommen bei Vögeln sind die Acten noch nicht geschlossen. Abgesehen von den niedersten Abtheilungen der Säugethiere, hat der Episternalapparat bei dieser Thiergruppe im Allgemeinen eine sehr starke Rückbildung erfahren und tritt nur in seinen letzten, oft kaum bemerkbaren Spuren auf.

5. Der Schädel.

Allgemeine Betrachtungen.

Wie bei der Wirbelsäule, so unterscheidet man auch am Schädel sowohl onto- als phylogenetisch ein **häutiges**, **knorpeliges** und **knöchernes Stadium.** Spricht sich auch hierin schon eine bedeutsame Uebereinstimmung zwischen beiden aus, so wird dieselbe noch durch folgende Thatsachen wesentlich gesteigert. Die Chorda dorsalis erstreckt sich stets noch eine gewisse Strecke in die Schädelbasis hinein, so dass sich also letztere auf derselben skeletogenen Grundlage wie die Wirbelsäule und zugleich in deren direkten Axenverlängerung entwickelt.

Weit schwerer aber noch wiegt der Umstand, dass dem Kopf so gut wie dem ganzen dorsalen Abschnitt des Rumpfes in embryonaler Zeit eine Serie von **Urwirbeln (Somiten)** zu Grunde liegt, so dass also beide einen metameren Entstehungsmodus zeigen. Aus jenen Kopfsomiten, welche je eine, dem Coelom entstammende Höhle einschliessen, bilden sich sowohl die in der betreffenden Region liegenden Muskeln, als auch die Grundlage der eigentlichen Schädelkapsel. Bei der fortschreitenden Entwicklung verwischt sich nun die ursprünglich segmentale Anlage mehr und mehr und das Cranium erscheint später, zumal bei niederen Vertebraten, wie z. B. bei Knorpelfischen, wie aus einem Gusse.

An der Ventralseite des eigentlichen Hirnschädels, des **Craniums,** entsteht in serialer Anordnung ein knorpeliges oder knöchernes Bogensystem, welches den Anfang des Vorderdarmes reifenartig umspannt und welches als **viscerales Skelet** dem **cranialen** gegenüber gestellt wird. Es steht in wichtigen Beziehungen zur Kiemenathmung, insofern je zwei Bogen eine vom Entoderm des Vorderdarmes her durchbrechende und auf den Durchtritt des Wassers berechnete Oeffnung („Kiemenloch") umrahmen. Der vorderste Visceralbogen begrenzt den Mundeingang und wird so, eine feste Stütze für letzteren bildend, zum **Kiefer-** und weiterhin, bei höheren Typen,

zur Hauptgrundlage des **Gesichtsskeletes.** Die weiter nach hinten liegenden Bogen fungiren als Kiementräger.

In Anbetracht der serialen Anordnung der Kiemenbogen könnte man versucht sein, dieselben mit den Rippen für homodynam zu erklären und darin sowohl, wie in den entsprechend verlaufenden Branchialnerven eine weitere Stütze für eine metamere Anlage des Kopfes zu erblicken. Dies ist aber nicht zulässig, insofern die durch die Anlage der Kiemenöffnungen vorgezeichnete Segmentation des visceralen Schädelabschnittes sich mit der im Sinn von Rumpfmetameren erfolgenden Anlage des Craniums nicht deckt, sondern ganz unabhängig von letzterer entsteht (van Wyhe, Ahlborn). Oder kürzer ausgedrückt: Die Metamerie deckt sich nicht mit der Branchiomerie. Damit wird auch natürlich eine direkte Parallelisirung der Branchial-

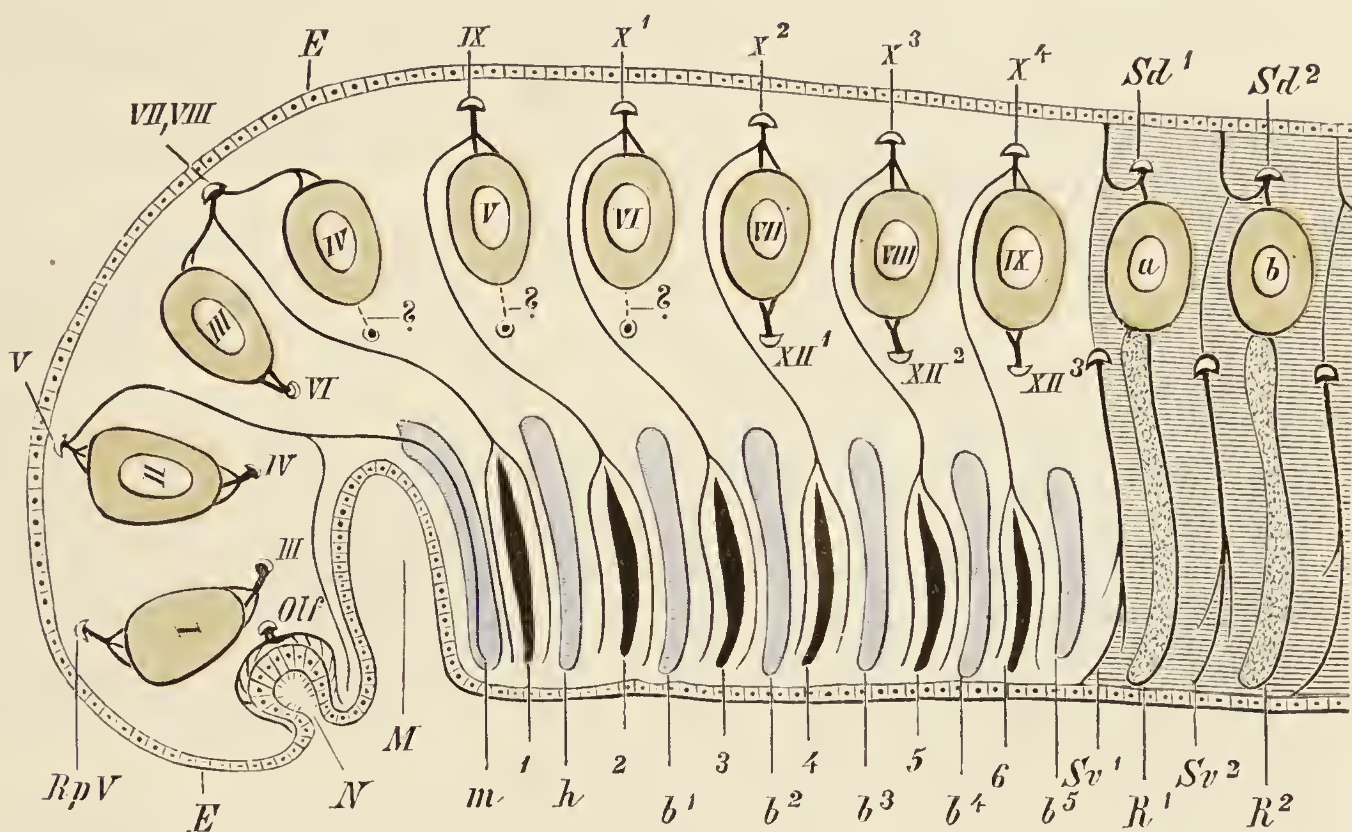


Fig. 75. Schematische Darstellung der metameren Anlage des Kopfes. *EE* Ektoderm, welches bei *N* zur primitiven Riechgrube eingestülpt wird. Das im Grunde derselben liegende Sinnesepithel wird vom N. Olfactorius (*Olf*) versorgt, *M* Mundeinstülpung. *I* Erstes Somit, aus dem der Musc. rectus sup., intern., inferior und obliquus inferior hervorgehen, *II* Zweites Somit, aus dem der Musc. obliq. sup. hervorgeht, *III* Drittes Somit, welches den Ausgangspunkt für den Musc. rectus extern. bildet. *IV*, *V*, *VI*, Viertes, fünftes und sechstes Somit. Nur im sechsten kommt es zur Anlage von Muskelrudimenten, *VII*, *VIII*, *IX* Siebentes, achtes und neuntes Somit, aus welchen Muskeln hervorgehen, die vom Schädel zum Schultergürtel ziehen. Auch die vorderste Partie des Musc. sterno-hyoideus bildet sich in ihrem Bereich, *a* und *b* deuten die ersten Somiten des Rumpfes an. *III* Oculomotorius, *IV* Trochlearis, *VI* Abducens, XII^1—XII^3 Hypoglossus. Alle diese genannten Nerven fungiren als ventrale Zweige der Kopfsomiten, *I*, *II*, *III*, *VII*, *VIII* und *IX*. Für die Somiten *IV*, *V*, *VI* sind die zugehörigen ventralen Nerven nicht bekannt; wahrscheinlich aber liegen sie im Gebiet des Trigeminus. *Rp. V.* Ram. ophthalmicus profundus des Trigeminus, der dorsale Nerv des ersten Somiten, *V* der übrige Trigeminus, der dorsale Nerv des zweiten Somiten und Versorger der Maxillar- und Mandibulargegend. *VII*, *VIII* Der Acustico-facialis, der dorsale Nerv des dritten und vierten Somiten, Versorger der ersten primitiven Kiemenspalte (Spritzloch) (1), *IX* Glossopharyngeus, der dorsale Nerv des fünften Somiten und Versorger der zweiten Kiemenspalte (2), X^1—X^4 Vagus, der dorsale Nerv des sechsten bis neunten Somiten und Versorger der dritten bis sechsten Kiemenspalte (3—6), Sv^1, Sv^2 Ventrale Aeste —, Sd^1 Sd^2 Dorsale Aeste der zwei ersten Spinalnerven, *m* Erster (mandibularer) —, *h* Zweiter (hyoidealer) Kiemenbogen, b^1—b^5 Die fünf ächten Kiemenbogen, R^1 R^2 Erste und zweite Rippe.

nerven mit den den Körpermetameren entsprechenden Intercostalnerven hinfällig und der Versuch, das Problem der Wirbelthiere des Schädels auf indirektem, d. h. auf vergleichend anatomischem Wege zu lösen, wird zu Trugbildern und falschen Schlüssen führen müssen.

Das Resultat aus den obigen Betrachtungen, mit denen man auch das Capitel über die Hirnnerven vergleichen möge, lässt sich kurz folgendermaassen zusammenfassen.

1) Der Wirbelthierschädel ist keine Bildung sui generis, sondern ist hervorgegangen aus einer Umbildung des vordersten Rumpfabschnittes.
2) Der Beweis dafür liegt in der beiden gemeinsamen Anlage aus Urwirbeln (Somiten, Metameren).
3) Der Schädel zerfällt in zwei grosse Abschnitte, einen dorsalen und einen ventralen. Ersterer, an dem man wieder einen vorderen, praechordalen und einen hinteren, chordalen Abschnitt unterscheiden kann, umschliesst das Gehirn und wird als **Cranium** bezeichnet, letzterer liegt im Bereich des Vorderdarmes, steht zur Kiemenathmung in Beziehung und heisst **Visceralskelet**.
4) Nur der craniale Abschnitt fällt unter den Gesichtspunkt einer Summe von Urwirbeln; die Segmentation des visceralen dagegen ist als ein secundärer Erwerb zu betrachten.
5) Der Versuch, den ausgebildeten Schädel in eine Summe von Wirbeln (Vertebrae) aufzulösen, ist, abgesehen von der Hinterhauptsgegend, von vornherein als ein gescheiterter zu betrachten; es kann sich nur um den Nachweis von Urwirbeln (Somiten) handeln. Letzterer kann nur auf entwicklungsgeschichtlichem und nicht auf vergleichend anatomischem Wege geführt werden.
6) Die Zahl der in den cranialen Abschnitt eingehenden Urwirbel ist bis jetzt nach Untersuchungen über Cyclostomen, Selachier und Amphibien auf neun festgestellt. Keinenfalls beträgt sie weniger, eher mehr [1]).

Es liegt in der Natur der Sache, dass die Morphologen von jeher bestrebt waren, über die Bedeutung des Schädels, wie vor allem über seine Stellung zum Gesammtskelet eine befriedigende Ansicht zu gewinnen und so begegnen wir schon im vorigen Jahrhundert den ersten Versuchen, dieses Problem zu lösen. Es gelang, den Zerfall des Säugethierschädels in eine Reihe hinter einander liegender Abschnitte zu constatiren und daraus glaubte man schliessen zu dürfen, dass der Schädel eine Summe von Wirbeln darstelle, dass er also unter den Gesichtspunkt einer modificirten Wirbelsäule falle. Sobald nun diese **„Wirbeltheorie des Schädels“** (Göthe, Oken) einmal Wurzel geschlagen hatte, suchte man sie immer weiter auszudehnen, indem man nicht allein im eigentlichen Cranium eine Summe von Wirbeln mit allen ihren Adnexa erblickte, sondern

1) Beim Vogelembryo sieht man deutlich, wie sich zwischen dem ersten Spinalnerv und der Vagusgruppe vier Kopfmetameren anlegen. Im Bereich der zwei hinteren liegt der Hypoglossus (Froriep). (Vergl. die Hirnnerven).

auch noch den Gesichtsschädel in wirbelähnliche Theile zerfällte. Wenn man auch durch das Studium der Entwicklungsgeschichte von letzterer Ansicht später wieder zurückkam, so blieben doch die cranialen Wirbel bis zu Ende der Fünfziger und zu Anfang der Sechziger Jahre, d. h. bis zu der Zeit zu Recht bestehen, wo man anfing, auf Grund der neu sich belebenden Evolutionstheorie, der Ontogenie und Phylogenie, neue Bahnen der Untersuchung zu betreten.

Während die Göthe-Okensche Theorie, wie oben schon bemerkt, wesentlich auf dem fertig ausgebildeten Säugethierschädel fusste, lernte man jetzt einsehen, dass in erster Linie die allerniedersten Wirbelthierformen und die ersten Entwicklungsstadien des Thierkörpers in den Kreis der Betrachtung zu ziehen seien. Wenn irgendwo und zu irgend einer Zeit, so betonte man mit vollem Recht, der Zerfall des Schädels in metamerisch geordnete Theile zu erkennen ist, so muss dies hier der Fall sein (Huxley, Gegenbaur). Nun fielen aber gerade hier, abgesehen vom Occipitaltheil des Schädels, die Resultate negativ aus, indem sich der Primordialschädel ontogenetisch wie phylogenetisch als ein häutiges und später knorpeliges Continuum herausstellte, in welchem es entweder zu gar keiner oder doch nur zu einer sehr undeutlichen Anlage von Segmenten kommt. Somit war der erst mit dem Auftreten von Knochen und zumal bei den hochorganisirten Säugethieren angedeutete Zerfall des Schädels in wirbelähnliche Theile als ein Trugbild von der Hand zu weisen und es entstand die neue Frage, ob die Wirbeltheorie des Schädels damit überhaupt fallen zu lassen oder ob sie im Princip berechtigt und ihre Lösung nur von anderer Seite in Angriff zu nehmen sei. So war der Stand der Sache, als Huxley, Gegenbaur und Parker durch eine grosse Reihe fundamentaler Arbeiten der Frage näher zu treten suchten. Sie argumentirten folgendermaassen. Der Schädel aller Wirbelthiere entwickelt sich stets nach derselben einheitlichen Grundidee in der Axenverlängerung der Wirbelsäule, wie das Gehirn in derjenigen des Rückenmarkes. Das vordere Ende der Chorda, jenes Vorläufers aller Wirbelbildungen, kommt noch auf eine ziemliche Strecke in den Bereich der Basis cranii zu liegen und endigt erst in der Gegend der Pituitargrube. Die Hirnnerven in diesem chordalen oder vertebralen Schädelabschnitt sind mit Spinalnerven zu parallelisiren; dafür spricht ihre metamerische Verbreitung im Bereich der Visceralbogen, wodurch letztere als vertebrale Anhänge des Schädels mit denjenigen der Wirbelsäule, d. h. mit Rippen, unter einen Gesichtspunkt gebracht werden. Fig. 76.

Diese Gründe wiegen schwer genug, um den von der Chorda durchzogenen Schädelabschnitt als aus Wirbeln hervorgegangen aufzufassen und ihn dem vor der Chorda entwickelten Theil

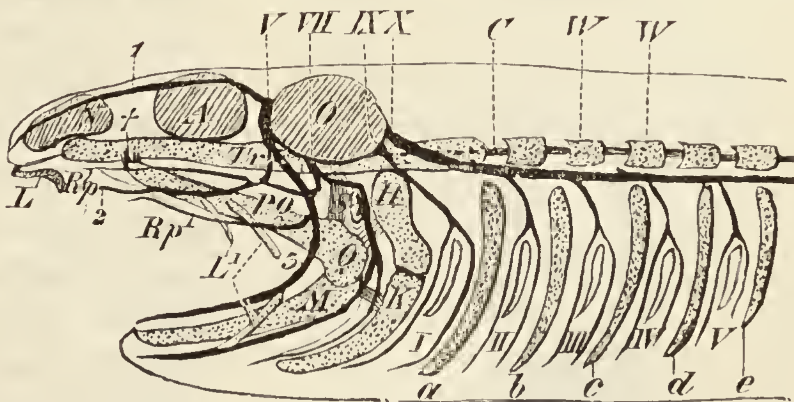


Fig. 76. Halbschematische Darstellung der segmentalen Kopfnerven mit Zugrundelegung des Selachierschädels. *N*, *A*, *O* die 3 Sinnesblasen, *Tr* Trabekel, *Q* und *PQ* Quadratum und Palatoquadratum, bei † mit den Trabekeln durch Bindegewebe verbunden, *M* Mandibel, *L*, *L*¹ Labialknorpel, *H* Hyo-mandibulare, *K* Hyoidbogen, *a*—*e* ächte Kiemenbogen, zwischen welchen die Kiemenspalten (*I*—*V*) sichtbar sind, *S* Spritzloch *C* Chorda, *W*, *W* Wirbelkörper, *V* N. trigeminus, 1, 2, 3 seine 3 Haupt-Aeste, *Rp*¹ sein Ramus palatinus, *VII* N. facialis, *Rp* sein Ramus palatinus, *IX*, *X* Glossopharyngeus und Vagus.

gegenüberzustellen (Pars vertebralis und praevertebralis s. evertebralis cranii). Letzterer ist wahrscheinlich im Anschluss an die Entwicklung des Opticus und Olfactorius erst secundär entstanden und entzieht sich vorläufig jeder analytischen Betrachtung (Gegenbaur). Trotzdem ist wohl zu beachten, dass er aus demselben Blastem sich aufbaut und dieselbe physiologische Rolle dem Gehirn gegenüber zu spielen hat, wie der vertebrale Theil.

Damit war die Frage nach der morphologischen Bedeutung des Schädels in ihr zweites Stadium eingetreten und ohne diese Uebergangs-Etappe wäre ihre Lösung, wie ich sie oben auf Grundlage embryonaler Studien Balfour's, van Wyhe's und Ahlborn's entwickelt habe, überhaupt nicht denkbar gewesen. Ja sie ist auch damit noch keineswegs erschöpfend beantwortet und Vieles bleibt noch zu thun übrig.

Dies erhellt vor Allem aus der jüngsten Arbeit von A. Dohrn, wonach die Augenmuskeln nicht Körpermuskeln sind, also nicht Urwirbeln entsprechen, sondern in dieselbe Kategorie gehören, wie die Muskeln der Visceralbogen, also der Kiemen- und Kiefermuskeln. Somit würden sämmtliche Kopfhöhlen des Embryo in unmittelbaren Beziehungen zu Kiemenmuskeln stehen. Wenn nun also auch die Augenmuskeln aus solchen hervorgegangen sind, so wird sich die Frage erheben, zu welchen und zu wie vielen Kiemenbildungen jene zu rechnen sind. Das ist fürs Erste nicht zu beantworten, doch geht daraus zur Genüge hervor, dass noch Jahre vergehen werden, bis man über die Phylogenese des Sehorgans der Wirbelthiere und ebenso über diejenige des ganzen Schädels vollständig ins Klare kommen wird. Es wird sich dabei namentlich um Prüfung einer ganzen Reihe von hochbedeutsamen, in den Dohrn'schen Arbeiten enthaltenen Resultaten resp. Hypothesen handeln, auf die alle hier im Speciellen einzugehen nicht thunlich erscheint. Ich werde übrigens bei Besprechung der einzelnen Organsysteme da und dort darauf zurückkommen.

a) Hirnschädel (Cranium).

In dem anfangs noch ganz häutigen Schädelrohr treten uns die ersten Knorpelanlagen in Form zweier Spangenpaare entgegen. Sie liegen basalwärts vom Gehirn, fassen die Chorda dorsalis zwischen sich und werden als **Parachordal-Elemente** und **Trabeculae cranii** (Schädelbalken) unterschieden (Fig. 77 *PE* und *Tr*). Bald vereinigen sie sich zu einer sog. Basilarplatte, welche die Chorda ventral- und dorsalwärts umwächst, so dass dadurch in sehr früher Zeit ein solides Widerlager für das Gehirn geschaffen ist. Nach vorne zu ragen aber nach wie vor die schlanken Schädelbalken hervor und schliessen einen Hohlraum ein, den man als primitive Pituitargrube bezeichnen kann (Fig. 77 *PR*).

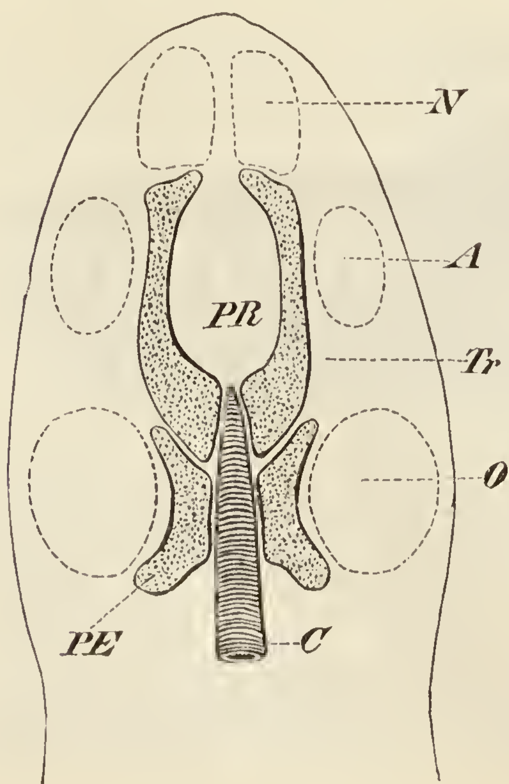


Fig. 77. Erste knorpelige Schädelanlage. *C* Chorda, *PE* Parachordal-Elemente, *Tr* Trabeculae cranii, *PR* Pituitar-Raum, *N*, *A*, *O* die drei Sinnesblasen (Geruchs-, Seh- und Gehörorgan).

Diese kann nun, je nach verschiedenen Thiergruppen, auf sehr verschiedene Weise einen Abschluss erfahren, und zwar dadurch, dass sich die Schädelbalken medianwärts bis zur vollständigen Verschmelzung vereinigen (Fig. 78 *A*, *Tr*) oder dadurch, dass das häutige Zwischengewebe von der Mundschleimhaut aus verknöchert (Bildung eines Os parasphenoideum, Fig. 78 *B*, *Ps*). Eine dritte Möglichkeit ist die, dass es (wie z. B. bei den meisten Reptilien und allen Vögeln) durch excessive Ausbildung der Augen zu einer Compression und einem theilweisen Schwund der Schädelbalken kommt, in welchem Fall dann ein korpelig-häutiges Interorbitalseptum an ihre Stelle tritt (Fig. 78 *C*, *Tr*, *IS*). In vielen Fällen entwickelt sich nach vorne von den Trabekeln eine mediane, unpaare Spange, welche mit den Trabekeln zusammenfliesst und ein naso-ethmoidales Septum bildet. Sie kann wohl auch nach vorne zu einem Rostrum auswachsen [1]).

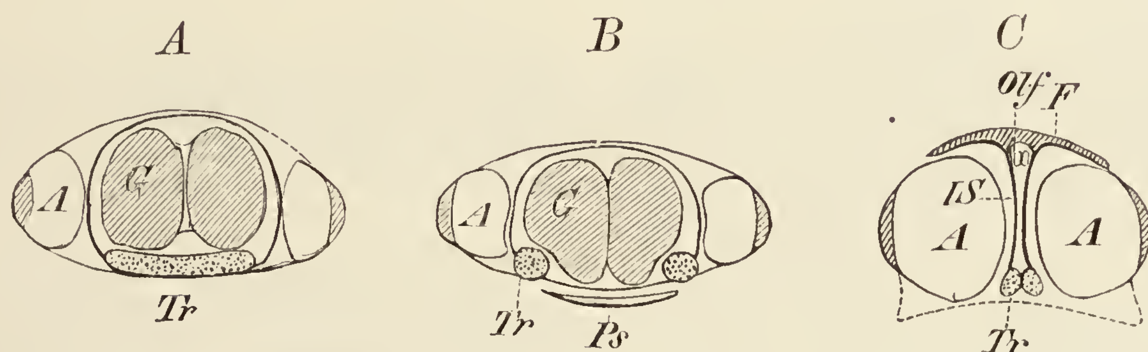


Fig. 78. Schematische Darstellung von Querschnitten durch den in der Entwicklung begriffenen Kopf von Stören, Selachieren, Anuren und Säugern *A*, von Urodelen, und Ophidiern ***B***, und von gewissen Teleostiern, Sauriern, Crocodiliern, Cheloniern und Vögeln ***C***. *Tr* Trabeculae cranii, *G* Gehirn, *A* Augen, *Ps* Parasphenoid, *IS* Interorbital-Septum, *F* Os frontale, *Olf* Nervi olfactorii.

Verfolgen wir nun die Wachsthumsvorgänge des Schädels auf Grundlage solcher Verhältnisse weiter, wie wir sie uns als die ursprünglichen vorzustellen haben. Dabei ist an die oben erwähnte Möglichkeit einer medianen Verwachsung der Schädelbalken anzuknüpfen. Die dadurch erzielte knorpelige, basale Schädelplatte tritt nun durch Fortsatzbildungen in derartige Beziehungen zu dem Gehör-, Seh- und Riechorgan, dass letztere — und dies gilt in erster Linie für den Geruchs- und Sehapparat — eine schützende Hülle oder anfangs wenigstens eine Stütze erhalten. So differenzirt sich in einer für die Architectur des Schädels characteristischen Weise in früher Zeit eine **Regio olfactoria, orbitalis** und **auditiva**.

Während nun die erstere und die letztere von diesen dreien immer mehr von Knorpelgewebe umwachsen werden und namentlich bei niederen Vertebraten als mächtige, die Form des Schädels wesentlich mitbestimmende Vorwerke imponiren, treten sie bei höheren Typen mehr zurück und werden in das eigentliche Schädelskelet immer tiefer einbezogen.

1) Zugleich sprossen aus den Trabekeln Fortsätze hervor, die die Nasenkapsel von vorne nach hinten umgreifen (Fig. 79 *Ct*, *AF*). Die vorderen werden als Trabekelhörner, die hinteren als Antorbitalfortsätze bezeichnet; letztere finden sich bei Selachiern, Dipnoërn, Amphibien und Vögeln in weitester Verbreitung und können mit der Nasenkapsel verwachsen. An der vordern Circumferenz der letzteren finden sich durch die ganze Wirbelthierreihe hindurch kleine Knorpelstückchen, welche man mit dem Namen der Labialknorpel bezeichnet.

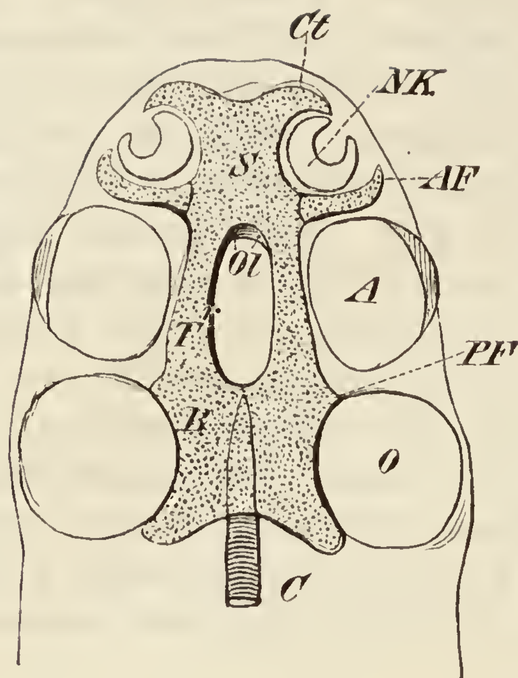


Fig. 79.

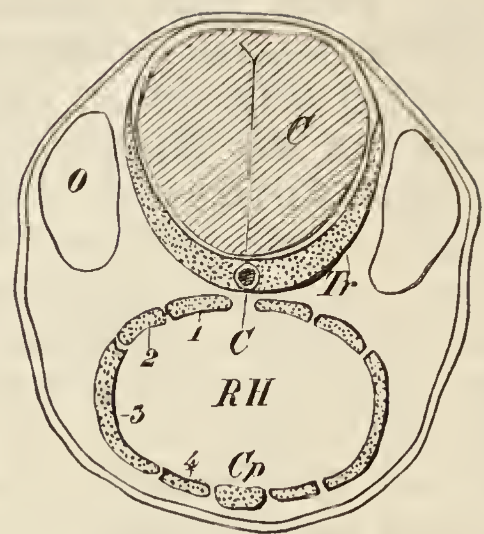


Fig. 80.

Fig. 79. Zweites Stadium der Entwicklung des Primordial-Schädels. *C* Chorda, *B* Basilarplatte, *T* Trabekel, welche sich nach vorne zu der Nasenscheidewand (*S*) vereinigt haben, *Ct*, *AF* Fortsätze derselben zur Umschliessung des Geruchorgans (*NK*), *Ol* Foramina olfactoria für den Durchtritt der Riechnerven, *PF*, *AF* Post- und Antorbitalfortsatz der Trabekel, *NK*, *A*, *O* die drei Sinnesblasen.

Fig. 80. Drittes Entwicklungsstadium des Primordial-Schädels. Schematischer Querschnitt. *C* Chorda, *Tr* Trabekel, welche von unten und seitlich das Gehirn (*G*) umschliessen, *O* Ohrblase, *RH* die vom Visceralskelet umschlossene Rachenhöhle, 1—4 die einzelnen Componenten der Visceralbogen, welche sich ventralwärts bei *Cp* (Copula) vereinigen (Pharyngo-, Epi-, Kerato- und Hypo-Branchiale).

Die anfangs rein horizontale, basale Knorpelplatte erhebt sich an ihren Seitenrändern und beginnt das Gehirn von allen Seiten, und schliesslich auch dorsalwärts zu umwachsen. So kann es schliesslich zu einer continuirlichen Knorpelkapsel kommen, wie sie uns z. B. beim Selachierschädel zeitlebens entgegentritt[1]). Bei weitaus der grösseren Mehrzahl der Wirbelthiere spielt nun aber der Knorpel keine so grosse Rolle und beschränkt sich im Allgemeinen auf die Basis, die Seitenwände, wenigstens theilweise, und auf die Sinneskapseln. Der übrige Schädel, und dies gilt vor Allem für das Dach, wird aus dem häutig-fibrösen Zustand direkt in den knöchernen übergeführt. Im Allgemeinen lässt sich der Satz aufstellen, dass der Reichthum des fertigen, ausgebildeten Schädels an Knorpelelementen desto mehr zurück-, derjenige an Knochensubstanz dagegen desto mehr hervortritt, je höher die systematische Stellung des betreffenden Thieres ist.

b) Das Visceralskelet.

Die sehr früh und stets in hyalinknorpeligem Zustand sich an-

---

1) Während nun also bei höheren Formen Ohr- und Nasenkapsel, wovon erstere stets vom N. Trigeminus vorne und vom N. vagus hinten begrenzt wird, nachdem sie zum grössten Theil selbständig verknorpelt sind, ganz ins Innere des Schädels einbezogen werden und später integrirende Bestandtheile desselben darstellen, bleibt die durch die fibröse oder knorpelige Sclera repräsentirte Augenkapsel immer getrennt und wird nur in eine mehr oder weniger tiefe, stets von denselben typischen Knochen- oder Knorpelpartien begrenzte Bucht aufgenommen. Die Ohr- und Nasenblasen sind durch Knochen-, Knorpel- oder Bindegewebe von der eigentlichen Schädelhöhle abgeschlossen und stellen so gewissermaassen Nebenhöhlen derselben dar, die nur durch die betreffenden Nervenlöcher mit jener in Communication stehen.

legenden Visceralbogen umgreifen, wie schon oben angedeutet, den ersten Abschnitt des Vorderdarmes und liegen in die Schlundwand eingebettet (Fig. 81 *BB*). Bei kiemenathmenden Thieren stets in grösserer Zahl (bis zu 7) vorhanden, und von vorne nach hinten in der Regel an Länge abnehmend, unterliegen sie bei höheren Typen (Amnioten) einer immer grösseren Reduction und treten da und dort, mittelst eines Funktionswechsels, in bestimmte Beziehungen zum Gehörorgan.

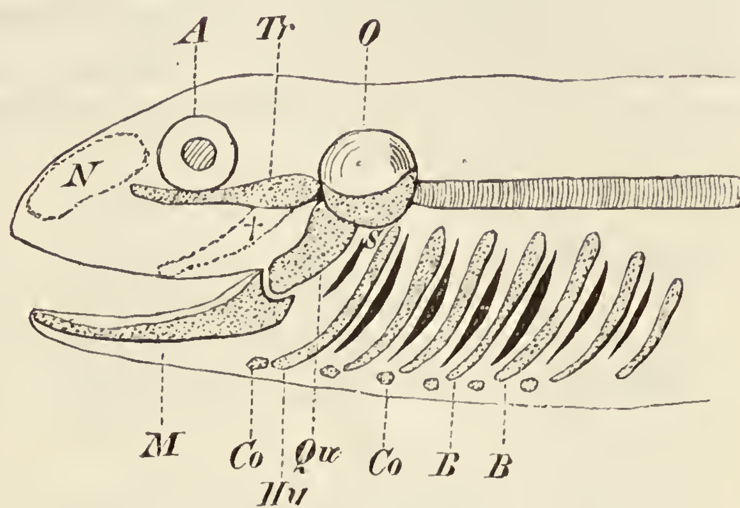


Fig. 81. Entwicklung des Visceralskelets (Schema) z. Th. nach W. K. Parker. *N*, *A*, *O* die 3 Sinneskapseln, *Tr* Trabekel, welcher sich aus einer nach vorne abgeknickten Lage (†) wieder aufgerichtet hat, *M* Meckel'scher Knorpel, *Qu* Quadratum, *Hy* Hyoidbogen, *BB* ächte Kiemenbogen, zwischen welchen die Kiemenspalten sichtbar sind, *S* Spritzloch, *Co*, *Co* Copulae.

Der vorderste, als Stützelement der Mundränder dienende und im Bereich des Nervus trigeminus liegende Bogen, entsteht zuerst und wird, wie oben schon angedeutet, als unächter, oraler oder **mandibularer Kiemenbogen**, den ächten oder postoralen Bögen gegenübergestellt [1]) (Fig. 81 *M*).

Auch von den letzteren ist der vorderste, im Gebiet des N. facialis liegende den übrigen nicht ganz gleichwerthig und wird als **Hyoidbogen** (Fig. 81, *Hy*) den nach hinten davon liegenden, in den Bereich des N. glossopharyngeus und vagus fallenden **Branchialbogen** (*B*, *B*) gegenübergestellt. Gleichwohl spricht Alles dafür, dass früher einmal eine Zeit existirte, in welcher alle Bogen des Visceralskeletes Kiemen getragen haben müssen.

In ihrer ersten Anlage ungegliedert, können die einzelnen Bogen später in verschiedene Stücke (bis zu 4) zerfallen, wovon das oberste unter die Schädelbasis resp. unter die Wirbelsäule sich einschiebt, während das unterste ventral zu liegen kommt und hier mit seinem Gegenstück durch eine sogenannte Copula (Basibranchiale), ähnlich wie die Rippen durch das Sternum, verbunden wird (Fig. 80, 1—4, *Cp*). Die übrigen zwei Stücke, welche meist grösser sind und in der seitlichen Schlundwand liegen, sind als Träger von Kiemen die funktionell wichtigsten, weshalb man auch diesen Abschnitt des Kiemenbogens als Pars respiratoria bezeichnen könnte. Die einzelnen Copulae liegen in der ventralen Medianlinie und verbinden sich entweder nur bindegewebig unter einander oder kommt es zu einem mehr oder weniger vollkommenen Zusammenfluss zwischen den einzelnen Stücken.

Auch die zwei vordersten Visceralbogen, der Mandibular- und Hyoidbogen, unterliegen einer Abgliederung. So theilt sich ersterer in ein kurzes, proximales Stück, das **Quadratum** und in ein längeres, distales, die **Cartilago Meckelii** (Fig. 81, *Qu*, *M*), welch' letztere, im Gegensatz zu den übrigen Visceralbogen, in der ventralen Mittellinie

---

1) Die Ausdrücke ächt und unächt beziehen sich auf die physiologische Funktion, insofern nur die postoralen Bogen als Kiementräger fungiren.

nie durch eine Copula, sondern stets direkt mit ihrem Gegenstück in Verbindung tritt. Das Quadratum wächst nach vorne in einen Fortsatz, in das sogenannte **Palato-Quadratum** oder **Pterygo-Palatinum** aus (Fig. 82, *A-C*, *PQ*), welches sich mit der Basis cranii verbindet und so eine Art von Oberkiefer formirt.

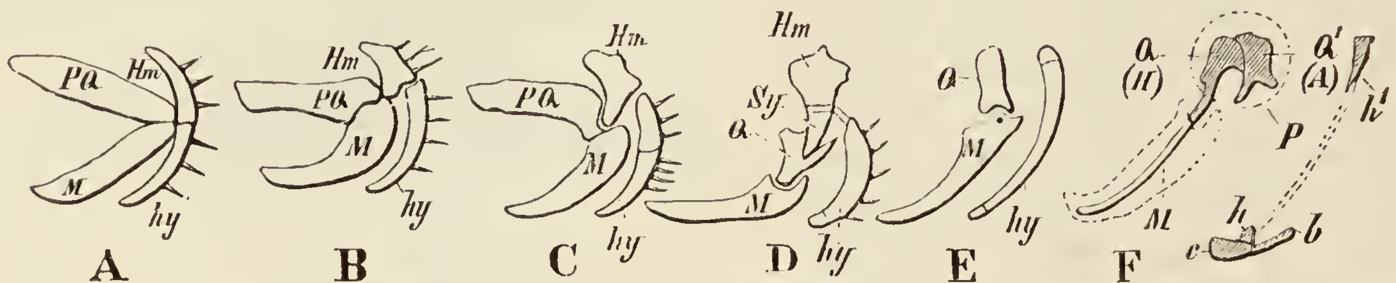


Fig. 82. Halbschematische Darstellung des Suspensorialapparates der Wirbelthiere (zum grössten Theil nach Gegenbaur). *A* Notidaniden, *B* die übrigen Haie, *C* Torpedo, *D* Knochenfische, *E* Amphibien, Reptilien, Vögel, *F* Säugethiere, *M* Meckelscher Knorpel, *PQ* Palato-Quadratum, *Hm* Hyomandibulare, *hy* Hyoidbogen i. e. S., *Sy* Symplecticum, *Q* Quadratum, welches sich bei Säugethieren (*F*) in *Q* und Q^1 (= Hammer und Ambos) gliedert. Beide liegen in der Paukenhöhle (*P*). h^1 Processus styloideus durch das punktirte Ligt. stylo-hyoideum mit dem kleinen Zungenbeinhorn (*h*) verbunden. *b* das sog. grosse Horn und *c* der Körper des Zungenbeins der Säugethiere.

Von den Urodelen bis zu den Säugern hinauf treffen wir nirgends mehr diesen Entwicklungsgang des Palato-Quadratums, wohl aber bildet sich hier ganz an derselben Stelle eine knorpelige oder knöcherne Pterygo-palatin-Spange, welche sich erst secundär mit dem Quadratum verbindet.

Das Quadratum, welches als Träger (Suspensorium) des Unterkiefers dient, bleibt entweder vom Schädel durch ein Gelenk getrennt, d. h. verbindet sich mit ihm nur bindegewebig, oder verwächst es mit ihm zu einer Masse. Letzteres gilt z. B. für die Cyclostomen, Chimären („Holocephalen"), Dipnoër und Amphibien.

Der Hyoidbogen, welcher stets in sehr nahen Beziehungen zum Mandibularbogen steht, und sich, wie später weiter ausgeführt werden soll, auch an dessen Suspensorialapparat (Fig. 82) betheiligen kann, zerfällt analog den ächten Branchialbögen in eine grössere Anzahl von Stücken (Fische), die man von oben nach unten als Hyomandibulare, Symplecticum und Zungenbeinbogen (Hyoid) im engeren Sinn unterscheidet. (Fig. 82, *A-D*, *Hm*, *Sy*, *hy*). Ventralwärts in der Mittellinie fungirt als Copula für die Hälften beider Seiten ein Basi-hyale, welches verknöchern und sich als Os entoglossum in die Substanz der Zunge einbetten kann.

Stets zeigt der Hyoidbogen, falls er sich am Aufbau des Suspensorial-Apparates betheiligt, eine Abschnürung seines oberen Endes in Form des Hyomandibulare. Hinter diesem schiebt sich dann die übrige Hauptmasse des Hyoidbogens mehr und mehr in die Höhe und kann sich noch einmal abgliedern (Fig. 82).

Ob das Hyomandibulare mit den Fischen erlöscht, ist nach neueren Untersuchungen zweifelhaft geworden. Möglicherweise erhält es sich durch die ganze Amphibien- und Sauropsiden-Reihe hindurch in Form der sogenannten Columella auris. Bei Reptilien unterliegt dies keinem Zweifel. Das Symplecticum ist wohl nur auf die Fische beschränkt. Bei Amphibien, Reptilien und Vögeln wird die Man-

dibel einzig und allein vom Quadratum getragen, bei Säugethieren dagegen, wo das proximale Ende des Meckelschen Knorpels in Beziehung zum Gehörorgan tritt, artikulirt der Unterkiefer resp. der ihm zum Vorläufer dienende Rest des Meckel'schen Knorpels direkt mit dem Schädelgrund und dieses Unterkiefergelenk fällt daher unter einen andern morphologischen Gesichtspunkt. Mit andern Worten: jener Theil, den wir in der ganzen übrigen Wirbelthierreihe als Träger des Unterkiefers kennen gelernt haben, d. h. das Quadratum, wird hier zum grössten Theil des schallleitenden Apparates (vergl. das Gehörorgan) [1]).

In der obigen Darstellung der verschiedenen Entwicklungsphasen der beiden vordersten Visceralbogen bin ich wesentlich Gegenbaur gefolgt. Zu dieser Auffassung steht nun diejenige von Anton Dohrn in schroffem Gegensatz. Nach ihm wächst das Palato-Quadratum nicht erst aus dem Quadratum hervor, ist also phyletisch nicht jünger als letzteres. Beide entstehen vielmehr gleichzeitig. Dohrn erblickt — und er schliesst sich hierin van Wyhe an — auf Grund embryologischer Studien an Rochen, im Hyoidbogen zwei Visceralbogen, einen vorderen und einen mehr nach hinten gelegenen. Letzterer wäre der eigentliche Hyoidbogen, der noch fast alle Attribute eines ächten Kiemenbogens besitzt (die betreffenden Gefässe, Kiemenblättchen etc.). Der vordere dagegen würde durch das sogenannte Hyomandibulare dargestellt und auch seine Gefässverhältnisse weisen auf einen früher selbständigen Kiemenbogen zurück. Dadurch meint Dohrn, würden alle die complicirten Lageverschiebungen des Suspensorialapparates, die Gegenbaur annimmt, unnöthig.

Weitere Untersuchungen, namentlich an Squaliden — denn Dohrn hat, wie oben schon bemerkt, Rochen-Embryonen vor sich gehabt — sind abzuwarten. Namentlich muss es sich auch erst bestätigen, ob der Mandibular-Palato-Quadratbogen den übrigen Visceralbogen gegenüber wirklich eine solche Sonderstellung einnimmt, wie sie ihm Dohrn zuzuweisen geneigt ist.

c) Die Schädelknochen.

Bis jetzt haben wir uns nur mit dem knorpeligen Schädel oder dem Primordialcranium beschäftigt und festgestellt, dass derselbe bei verschiedenen Thiergruppen in sehr verschiedener Weise persistiren oder zu Grunde gehen kann. Wir können jetzt hinzufügen, dass dies auf dem höheren oder geringeren Grad des Ossificationsprocesses beruht, der am Schädel Platz greift. Dabei sind zweierlei, genetisch verschiedene, Knochen zu unterscheiden. Die einen entstehen im Innern der Knorpelsubstanz selbst (endochondrale Knochen), die andern nur an seiner Peripherie, im Perichondrium (perichondrale Knochen) oder auch ganz unabhängig von ihm an Stellen des Schädels, wo sich derselbe nur häutig (bindegewebig) anlegt (Haut- oder Deckknochen). Wieder in andern Fällen kommt es gar nicht zur Knochenbildung, sondern nur zu einer kalkigen Incrustation des Knorpels (Kalkknorpel).

Wie überall am Skelet, so sind auch am Schädel die

1) Nach P. Albrecht steckt im Squamosum der Säugethiere auch noch das Quadratum, somit handelt es sich nach ihm auch hier um ein Quadrato-articular-Gelenk. Die 4 Gehörknöchelchen der Säugethiere sind nach Albrecht zusammen der Columella der Amphibien und Sauropsiden, sowie dem Symplectico-hyomandibulare der Fische homolog.

eigentlichen Deckknochen, sowie die perichondralen, phyletisch älter als die in Verbindung mit Knorpelgewebe sich entwickelnden Knochen; dies beweisen einerseits die niedersten Fische, Dipnoër und Urodelen, bei welchen überhaupt noch keine centrale Verknöcherung im Knorpelskelet auftritt, andrerseits die Entwicklungsgeschichte. Stets treten nämlich bei den Anamnia zuerst Deckknochen oder eigentlich, wie dies beim Hautskelet schon ausführlich erörtert wurde, ursprünglich Zahnbildungen auf, die, an verschiedenen Stellen der Mundschleimhaut erscheinend, überhaupt die ersten Hartgebilde des Schädels darstellen. Dass auch die äussere Haut über und über mit Zähnchen bedeckt sein kann, ist uns ebenfalls schon bei der Betrachtung des Hautskelets von Selachiern, Dipnoërn, Ganoiden etc. klar geworden. Ich verweise deshalb bezüglich der näheren Details, namentlich hinsichtlich der aus der Concrescenz der Zahnsockel hervorgehenden Knochenplatten, auf jenes Kapitel nnd will jetzt nur hinzufügen, dass auf die eben angedeutete Weise jene Knochen der Mundhöhle sich bilden, welche man mit dem Namen des Vomer, des Parasphenoids, des Prae- oder Intermaxillare und Maxillare, Jugale, Quadrato-jugale (zum Theil), Dentale und Spleniale bezeichnet. Das Palatinum und Pterygoid, welche sich an der Begrenzung der Mundhöhle ebenfalls betheiligen, behandeln wir besser erst im speciellen Theil.

Es wird uns diese Art der Knochenbildung in der Mucosa oris nicht Wunder nehmen, wenn wir bedenken, dass das Epithel der letzteren entwicklungsgeschichtlich z. Th. als Derivat der äusseren Haut, also eines Substrates aufzufassen ist, welches wir durch Production von Zähnchen, und daraus entstehenden Platten und Schildern beim Aufbau des Exoskelets als Hauptfactor fungiren sehen.

Diese primitive Entstehungsweise der ersten Kopfknochen aus Zahnbildungen ist bei Fischen sowohl äusserlich am Schädel, als in der Mundhöhle entwicklungsgeschichtlich nachweisbar, während dies bei Amphibien nur noch für die Knochen des Cavum oris seine Gültigkeit hat (O. Hertwig). Bei den übrigen Deckknochen macht sich nämlich hier schon insofern eine abgekürzte Entwicklung bemerkbar, als die Kalksalzablagerung direkt in einer bindegewebigen Grundlage erfolgt, und dieser Modus der Knochenbildung bleibt nun für sämmtliche Deckknochen der höheren Vertebraten in Kraft.

Die an der Aussenfläche des Schädels zu Tage tretenden Deckknochen bezeichnet man von vorne nach hinten gerechnet, als Os inter- oder praemaxillare, nasale, lacrimale, frontale, praefrontale, postfrontale, postorbitale, supraorbitale, parietale, temporale oder squamosum, supraoccipitale (zum Theil) und endlich noch als maxillare. Manche dieser Knochen, wie z. B. das Maxillare und Intermaxillare, sind nicht nur gegen die äussere Schädelfläche, sondern auch, und zwar zum grössten Theil, gegen die Mundhöhle gerichtet. Dazu kommt noch eine Reihe von Deckknochen, die, weil sie nur auf die Abtheilung der Fische, fossile Amphibien und Reptilien beschränkt sind, am passendsten erst im speciellen Theil abgehandelt werden.

Alle diese Deckknochen adaptiren sich der Form des unterliegenden Knorpelcraniums oder treten sie in Beziehung zu den in letzterem sich ausbildenden, im Bereich des Knorpels entstehenden Knochen; ja

es kann zur vollständigen Verschmelzung zwischen beiden kommen und wenn sich dies Verhalten durch Vererbung mehr und mehr befestigt, so kann an Stelle eines ursprünglichen Knorpelknochens schliesslich ein Deckknochen treten, wobei es dann entweder zu keiner oder nur zu vorübergehender Knorpelentwicklung kommt (Gegenbaur).

Was nun die Knorpelverknöcherungen (Endochondrale Ossification) betrifft, so sind sie von den Anuren an durch die ganze Wirbelthierreihe hindurch vorzugsweise in der Basis, den Seitenwänden des Schädels, sowie in den Sinneskapseln zu suchen und zwar nehmen sie in der Regel ihren Ausgangspunkt von der Circumferenz der grossen Nervenlöcher. So entsteht z. B. in der knorpeligen Hinterhauptspange rechts und links vom Foramen magnum das Occipitale laterale (Exoccipitale) und oberhalb des Foramen magnum ein Theil des Occipitale superius. Ersteres umschliesst den austretenden Vagus und tritt zu den Condyli occipitales in nahe Beziehungen. Weiter nach vorne, in der seitlichen Schädelwand, also in der Gegend der primitiven Trabekel, entwickelt sich im Bereich des Opticusloches das Orbitosphenoid und in demjenigen des Trigeminus das Alisphenoid. Jenes kann nach vorne mit dem Ethmoid, dieses nach hinten mit der Ohrkapsel verwachsen.

An der Basis cranii entwickelt sich in der Circumferenz der Chorda das Basi-occipitale und das Basisphenoid, d. h. der Körper des Hinterhaupt- und des Keilbeins. Ersteres liegt basalwärts vom Foramen magnum und bildet somit den hintersten Abschnitt des Schädelgrundes. Nach vorne schliesst es sich enge an das Basi-sphenoid an, welch' letzteres zwischen beiden Orbitae seine Lage hat; in manchen Fällen entwickelt sich nach vorne davon noch ein dritter basaler Knochen, das Praesphenoid (Sauropsiden und Säuger).

In der Nasenkapsel entstehen durch endochondrale Verknöcherung die aus einer Concrescenz der Vorderenden der Trabekel hervorgehende Lamina cribrosa, sowie die benachbarten Orbitosphenoide und das nach vorne davon auswachsende Septum nasale (Mesethmoid). Dazu kommen bei höheren Wirbelthieren noch knöcherne Muscheln.

Im Bereich der Ohrkapseln entwickeln sich bei den meisten Vertebraten drei einzelne Ossificationszonen, die man ihrer Lage nach als Pro-, Epi- und Opisthoticum bezeichnet. Sie können später mit den benachbarten Knochenherden des eigentlichen Schädels Verbindungen eingehen, ja mit ihnen vollkommen verschmelzen.

Am ersten Visceralbogen (Mandibularbogen) entstehen als Knorpelknochen das Quadratum und Articulare und als Deckknochen das Dentale, Spleniale und Angulare.

Fische.

ACRANIER.

Mit dem Gehirn fehlt dem Amphioxus auch ein eigentlicher Schädel, dagegen ist ein aus zahlreichen, elastischen Stäben bestehendes Kiemenskelet vorhanden und vielleicht ist auch ein in dem verdickten Lippensaum liegender Ring als Skelettheil aufzufassen. Dieser besteht jederseits aus circa 12 einzelnen kleinen Stückchen, von denen jedes einen Cirrusstab trägt. Jene Kiemenstäbe können an ihren oberen Enden bogig mit einander zusammenfliessen und sind überdies noch

durch Quercommissuren mit einander verbunden. Ventralwärts endigen sie jederseits frei, vereinigen sich also nicht.

Von einer Anknüpfung an irgend einen andern Wirbelthierschädel kann also hier keine Rede sein und wir sehen uns genöthigt, uns unter den übrigen Fischen nach Formen umzusehen, in denen uns das in der allgemeinen Einleitung skizzirte Bild des Kopfskelets in seinen Grundzügen wieder entgegentritt und von wo aus wir weiter aufbauen können. Die Cyclostomen eignen sich aus später zu entwickelnden Gründen nicht wohl dazu und so wollen wir letztere erst später einer Betrachtung unterwerfen und uns zunächst zu den Selachiern wenden, wo uns der Wirbelthierschädel in seiner primitivsten und deshalb leicht verständlichsten Form entgegen tritt. Zuvor jedoch sei noch bemerkt, dass ich auf die Nervenöffnungen erst in dem Capitel über das Nervensystem näher eingehen und mich jetzt darauf beschränken will, dieselben auf den Abbildungen besonders zu bezeichnen.

SELACHIER UND CHIMAEREN.

Der Schädel stellt hier eine continuirliche, knorpelighäutige Kapsel dar, an deren Oberfläche noch gar keine eigentlichen Knochen, sondern nur Kalksalzablagerungen und kleine Zähnchen vorkommen. Bei Squaliden ist der Schädel mit der Wirbelsäule unbeweglich verbunden, während es bei Rochen und Chimaeren durch Entwicklung von Condyli occipitales zur Gelenkverbindung zwischen beiden kommt. Seiner ganzen Configuration nach zerfällt er auf den ersten Blick in eine Regio auditiva, nasalis und orbitalis. Letztere zeigt sich eingeschnürt, während die beiden andern mehr oder weniger bauchig vorspringen und sich unter Entwicklung lateralwärts vorspringender Fortsätze (Processus ant- und postorbitales) scharf abheben. Die halbcirkelförmigen Kanäle des Gehörapparates schimmern durch. In der Orbitalregion wachsen oft aus der meist abgeplatteten Decke und Basis des Schädels seitliche Fortsätze heraus zur theilweisen Umschliessung des Bulbus oculi.

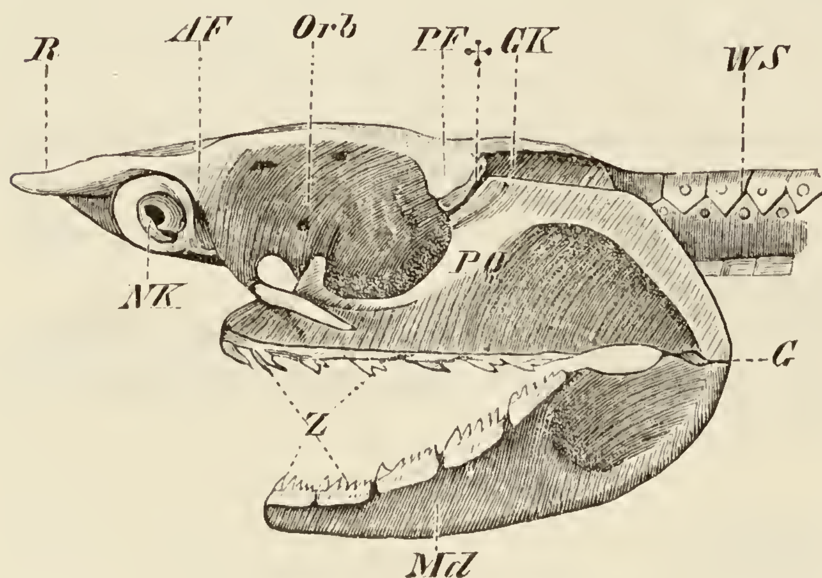


Fig. 83. Schädel von Heptanchus. *WS* Wirbelsäule, *GK* Gehörkapsel, *PF*, *AF* Postorbital- und Antorbitalfortsatz, *Orb* Orbita, *R* Rostrum, *NK* Nasenkapsel, † Articulationsstelle des Palatoquadratum (*PQ*) mit dem Cranium, *G* Unterkiefergelenk, *Md* Mandibula, *Z* Zähne.

Nach vorne zu sind die Trabekularmassen mit den Nasenkapseln, deren Apertura externa ventralwärts schaut, continuirlich verwachsen, ohne dass es jedoch hier zur Bildung eines knorpeligen Schädelabschlusses käme. Die Riechnerven treten vielmehr durch eine fibröse Lamina cribrosa.

Zwischen den lateral gelagerten Nasensäcken wächst der Trabekularknorpel nach vorne zu einem, besonders bei den Rochen gut entwickelten, sog. Rostrum aus, das als Wasserbrecher fungirt.

Was das **Visceralskelet** betrifft, so wird der Mundeingang von einer oberen und einer unteren Spange (Palato-quadratum und Mandibula) umrahmt; beide sind bezahnt und werden an ihrem Vorderende durch Bindegewebe mit einander verbunden und der Palato-quadratbogen ausserdem noch am Schädeldach unterhalb der Ethmoidgegend aufgehängt (Fig. 83). An ihrem Hinterende, wo sie mit einander gelenken, werden sie durch drei Bänder theils an der Schädelkapsel, theils am Hyo-mandibulare befestigt und letzteres wird zum eigentlichen Träger des ganzen Palato-mandibularapparates. Während das Palato-Quadratum bei Haien und Rochen beweglich mit dem Schädel verbunden ist, sehen wir es bei Chimaeren zu einer Masse mit ihm zusammenfliessen (Holocephalen).

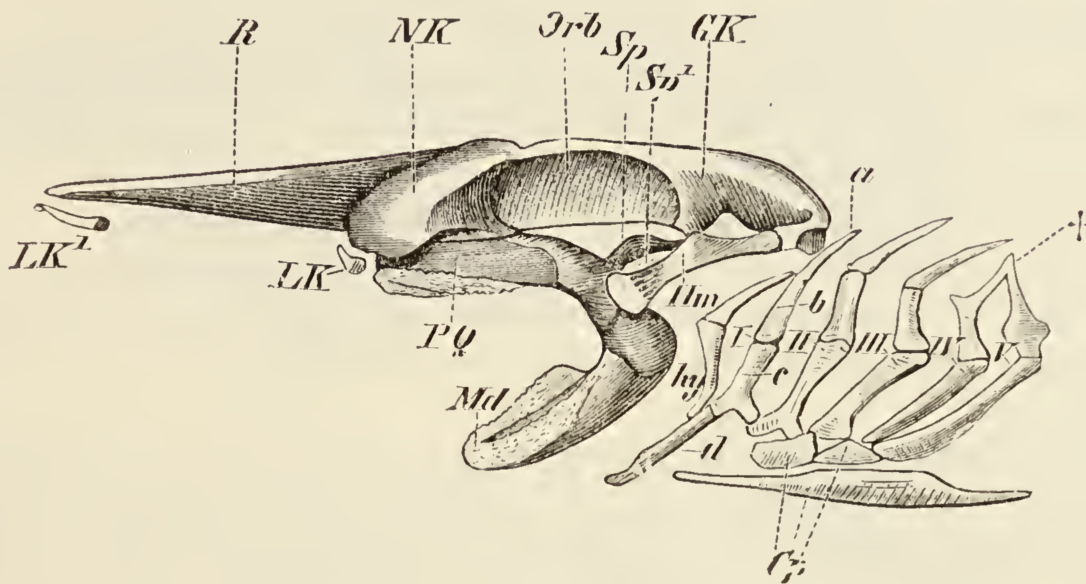


Fig. 84. Kopfskelet von Raja oxyrh. *GK* Gehörkapsel, *Orb* Orbita, *NK* Nasenkapsel, *R* Rostrum, *LK*, *LK*¹ Lippenknorpel, *Sp* Spritzlochknorpel, *Sp*¹ Spritzloch, *PQ* Palato-quadratum, *Md* Mandibula, *Hm* Hyo-mandibulare, *hy* Hyoid, *I—V* erster bis fünfter Kiemenbogen, *a*, *b*, *c*, *d* die einzelnen Glieder derselben, das Pharyngo-, Epi-, Kerato- und Hypobranchiale, † Verwachsungsstelle des letzten und vorletzten Kiemenbogens, *Cp* Copulae des Visceralskeletes.

Der distale Abschnitt des primitiven Hyoidbogens, das Keratohyale, bleibt mit dem Hyomandibulare gelenkig verbunden (Squaliden, oder emancipirt es sich von ihm und rückt unter mehrfacher Abgliederung nach hinten und unten, wo es sich mit dem ersten Kiemenbogen verlöthet. An der Vordercircumferenz des Hyomandibulare existirt bei Selachiern ein in die Mundhöhle führender Schlitz, das sog. **Spritzloch** (Spiraculum) Fig. 77, *S*. Häufig, aber nicht immer, ist es vorne von einer mehr oder weniger stark entwickelten Knorpellamelle (Spiracularknorpel) umrahmt und diese kann kleine Knorpelstrahlen tragen, die wir als Andeutungen einer früher hier vorhandenen Spritzlochkieme anzusehen haben. Somit entspräche das Spritzloch einer früheren Kiemenöffnung und der Spiracularknorpel dem Stück eines früheren Kiemenbogens. Aehnliche kleine Knorpelstäbchen finden sich, wie wir schon früher sahen, im Bereich der äusseren Nasenöffnung, sowie an der Aussenfläche des Palato-Mandibularbogens (Labialknorpel).

Das vom Hyomandibulare abgeschnürte Stück des Hyoidbogens, sowie die dahinterliegenden ächten Branchialbogen können sich in verschiedene Abschnitte gliedern. In dorso-ventraler Richtung unterscheidet man ein Epihyale resp. Epibranchiale, ein Kerato-hyale, Keratobranchiale und ein Hypohyale; dazu kommt noch an den Branchialbogen ein oberstes, dorsales Stück, das unter den Schädelgrund und

weiter hinten unter die Wirbelsäule hinabgekrümmt, als Pharyngobranchiale zu bezeichnen ist (Fig. 80, 2, 3, 4, 1). In der ventralen Mittellinie werden, wie wir schon in der Einleitung zum Kopfskelet erwähnt haben, die Hyoid- oder Kiemenbogen, deren in maximo (Notidaniden) 7—8 zur Entwicklung kommen, durch eine Reihe von Knorpelstückchen, Copulae und Basibranchialia, commissurartig verbunden (Fig. 80, Cp.). Letztere schwanken stark in Form und Zahl, unterliegen häufig einer Reduction oder Concrescenz und können theilweise auch ganz schwinden. Das hinterste kann weit über den Bereich des Kiemenkorbs hinaus zu einer langen und breiten Platte (Cartilago impar) auswaschen, und so den Herzbeutel ventral und auch seitlich umfassen (vergl. die Cyclostomen). Die hintersten, gewöhnlich kleineren und rudimentären Kiemenbogen sind weniger reich abgegliedert, und häufig kommt es zwischen den beiden letzten zu einer Verwachsung. An der äusseren Circumferenz der Branchialbogen entwickeln sich längere oder kürzere, radienartig angeordnete Knorpelstrahlen, die als Stützelemente für die Wände der Kiemensäcke dienen. Sie finden sich auch an der hinteren Circumferenz des Hyo-mandibulare und des Hyoids, und man nennt sie **Kiemenhaut-** oder **Branchiostegalstrahlen.**

Eine den Selachiern eigenthümliche Einrichtung stellen die sehr oberflächlich unter den äusseren Körperdecken gelagerten, den inneren Kiemenbogen parallel ziehenden, äussseren Knorpelspangen dar (Ektobranchialia).

Nach A. Dohrn stellen diese sog. „äusseren Kiemenbogen“ nichts anderes dar, als „terminale, dorsale und ventrale Knorpelstrahlen“ des eigentlichen („inneren“) Kiemenskelets. Sie sind die am spätesten auftretenden Knorpelbildungen, indem sie zu einer Zeit entstehen, wo die sog. inneren Kiemenbogen schon längst bestehen. Von einem vermeintlichen Erbstück uralter Vorfahren (Cyclostomen) kann nach Dohrn keine Rede sein.

Während bei Selachiern im Allgemeinen die Kiemenöffnungen frei nach aussen münden, legt sich bei Chlamydoselache, sowie bei Chimaera eine vom Hinterrand des Hyomandibulare ausgehende Hautfalte über sie hinweg. Es ist dies die erste Andeutung eines **Kiemendeckels**, wie wir ihm als Ausdruck einer höheren Entwicklungsstufe bei Teleostiern und Ganoiden wieder begegnen werden.

GANOIDEN.

Die **Knorpelganoiden**, mit **Acipenser** an der Spitze, stellen die niederste Form dar, indem sich hier der ganze, hyalinknorpelige Primordialschädel in voller Ausdehnung erhält. Wie bei Selachiern, reicht das Cavum cranii bis in die Ethmoidalgegend, wird aber von dieser nicht, wie bei Selachiern, durch Bindegewebe, sondern durch eine knorpelige Lamina cribrosa abgeschlossen. Die äussere Form des Schädels mit der prominirenden Capsula auditiva und nasalis, welche beide durch weit lateralwärts vorspringende Processus ant- und postorbitales von der tief eingesunkenen Augenhöhle sich abheben, zeigt von dem Selachierschädel keine erheblichen Abweichungen. Hier wie dort ist der Schnauzentheil in einen langen Wasserbrecher („Rostrum“) ausgezogen, der namentlich bei Spatularia zu ganz ausserordentlicher Entfaltung kommt. Wie bei Squaliden, so ist auch hier der Schädel mit der Wirbelsäule zu einem knorpeligen Continuum unbeweglich verwachsen.

In allen diesen Punkten herrscht also die grösste Uebereinstimmung zwischen beiden Fischgruppen; was sie aber scharf von einander scheidet und den Ganoiden eine ungleich höhere Stufe zuweist, das ist das Auftreten von eigentlichen **Knochen**, die in einer grossen Anzahl von reichsculpturirten Schildern und Platten panzerartig die Schädeloberfläche bedecken (vergl. das Hautskelet). Wie diese dem unterliegenden Knorpel direkt auflagern, so geschieht dies auch von Seite des an der Basis cranii auftretenden, nach hinten noch weit auf die Wirbelsäule übergreifenden Parasphenoids (Fig. 85, *Ps*, Ps^1, Ps^2).

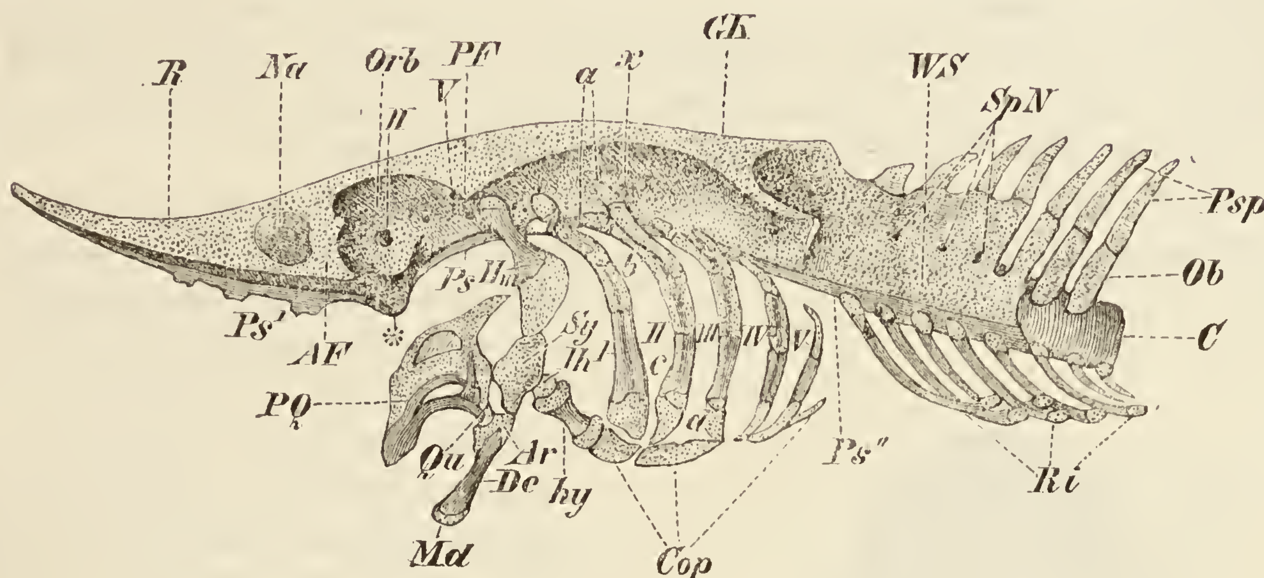


Fig. 85. Kopfskelet des Störs, nach Entfernung des Exoskeletes. *WS* Wirbelsäule, *SpN* Austrittsöffnungen der Spinalnerven, *Psp* Processus spinosi, *Ob* obere Bogen, *C* Chorda dorsalis, *GK* Gehörkapsel, *PF*, *AF* Postorbital- und Antorbitalfortsatz, *Orb* Orbita, *II* Opticus-, *x* Vagusloch, *Na* Cavum nasale, *R* Rostrum, * vorspringende Kante an der Basis cranii (Basalecke), *Ps*, Ps^1, Ps^2 Parasphenoid, *PQ* Palato-quadratum, *Qu* Quadratum, *Md* Mandibula, *De* Dentale, *Ar* Articulare, *Hm* Hyo-mandibulare, *Sy* Symplecticum, *Ih* Interhyale, *hy* Hyoid, *I—V* erster bis fünfter Kiemenbogen mit den einzelnen Gliedern, dem gespaltenen Pharyngobranchiale (*a*), dem Epi- (*b*), Kerato- (*c*) und Hypobranchiale (*d*), *Cop* Copula des Visceralskeletes, *Ri* Rippen.

Dieser Knochen, welcher, ventralwärts nur von Schleimhaut überzogen, das eigentliche Dach der Mundhöhle bildet, liegt nicht überall frei, sondern wird unterhalb der Ethmoidalgegend, an der Stelle, wo die Basis cranii eine scharf nach untenausspringende Kante erzeugt, eine kleine Strecke von Knorpel umhüllt, tritt aber nach vorne davon bald wieder hervor und bildet die knöcherne Basalplatte des Rostrums. Ein zweiter wichtiger Punkt, der für sämmtliche Ganoiden seine Geltung hat, liegt in dem Auftreten von Knochenplatten innerhalb jener, uns von Chimaera her schon bekannten, hinter dem Hyomandibulare gelegenen Hautfalte, die sich so allmählich zu einem **knöchernen Kiemendeckel (Opercularapparat)** gestaltet. Bei Knorpelganoiden noch rudimentär und ohne Gelenkverbindung mit dem Hyomandibulare findet sich eine solche bei Knochenganoiden und zugleich besteht der Apparat, statt nur aus einem Stück, wie z. B. bei Spatularia, aus zwei bis vieren, nämlich einem Operculum, Prae-, Sub- und Interoperculum. Der Palato-Quadratapparat, der sich bei Knorpelganoiden aus einem Complex von Knorpeln und Knochen aufbaut, hat sich von beiden Seiten zu einer Art von Schale vereinigt und diese ist mit ihrer convexen Oberfläche dem Gaumen nur lose angeheftet (Fig. 85), so dass sie an ihm (Acipenser) schlittenartig hin- und hergleiten kann (vergl. das Kopfskelet der Vögel). Das Ganze macht einen sehr rudimentären Eindruck, was

auch für den kleinen, fast ganz knorpeligen, nur mit einem schwachen Dentale versehenen Unterkiefer, sowie für den Hyoidbogen gilt (Fig. 85).

Das Hyomandibulare ist auch hier zum Träger des Palato-Mandibularbogens geworden, es besteht aber aus zwei Stückchen, nämlich aus einem grösseren, theilweise verknöcherten, proximalen und einem kleinen, hyalinknorpeligen, distalen (Fig. 85, *Hm*) Letzteres ist das **Symplecticum**, welches in weitester Verbreitung auch bei Knochenganoiden und Teleostiern vorkommt (*Sy*). Nach abwärts mit dem Palato-Mandibularbogen verbunden, steht es nach hinten mittelst eines kleinen, kugelförmigen Knorpels, des sog. Interhyale, mit dem kurzen, hie und da Kiemen tragenden Hyoidbogen in Verbindung. Dieser nimmt seine Richtung nach hinten und stösst rechts und links von der ventralen Mittellinie an die Copula des ersten Branchialbogens.

Bei Ganoiden unterscheidet man 4—5 mehr oder weniger stark verknöcherte Kiemenbogen, die, wie bei Selachiern, von vorne nach hinten an Grösse abnehmend, bei Sturionen basalwärts nur spärlich mit Copulae versehen sind, während sie bei Knochenganoiden zu einer einzigen soliden Platte zusammenfliessen können (Polypterus). Sie gliedern sich in mannigfachster Weise und zwar in maximo in jene vier, uns schon von den Selachiern her bekannten Stücke (Fig. 85, *I—V*). Dieselben können bei Knochenganoiden auf ihrer medialen, dem Schlunde zuschauenden Fläche von ganzen Haufen bürstenartiger Zähne überzogen sein. Ueber die genaueren Details, wie z. B. über die Gabelbildung der obersten Branchialsegmente vgl. die Fig. 85.

Ich habe zwar schon im Vorhergehenden auf einige unterscheidende Merkmale zwischen Knorpel- und Knochenganoiden aufmerksam gemacht, allein es ist nöthig, letztere in den specifischen Charakteren ihres Kopfskelets noch schärfer zu praecisiren. Vor allem muss die starke Ossification des ganzen Kopfskelets betont werden, wodurch das Chondrocranium sehr in den Hintergrund gedrängt wird und sich mit Ausnahme von Amia, wo

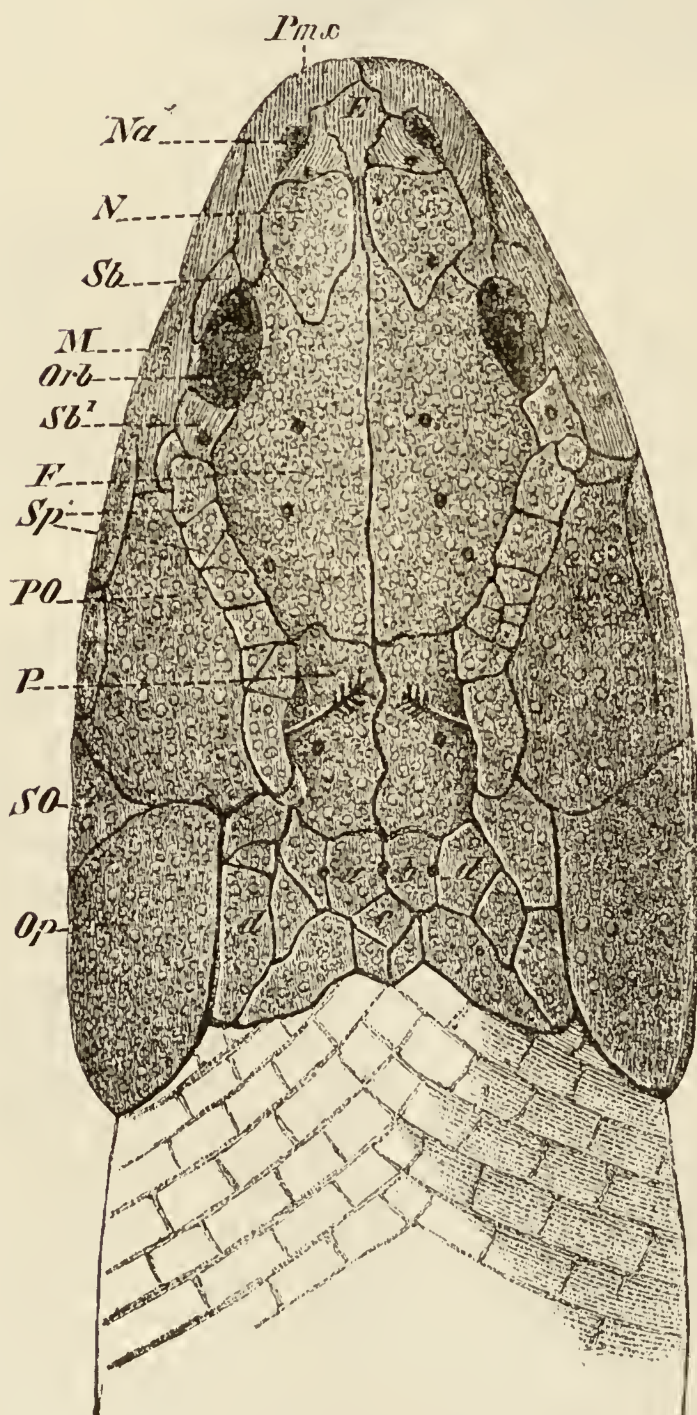


Fig. 86. Schädel von Polypterus bichir von der Dorsalseite. *Pmx* Praemaxillare, *Na* Apertura nasalis externa, *N* Nasale, *Sb*, *Sb*¹ Suborbitale anterius u. posterius, *Orb* Orbita, *M* Maxilla, *Sp* Spiracularia, *PO* Praeoperculum (?), *SO* Suboperculum, *Op* Operculum, *F* Frontale, *P* Parietale, *a*, *b*, *c*, *d* Supraoccipitale Knochenschilder. Die beiden, unter die Spiracularschilder hinabgehenden Pfeile zeigen die Mündung des Spritzloches an der freien Schädeloberfläche.

es wie bei Knorpelganoiden, in vollster Entfaltung fortdauert, nur noch in der Regio nasalis und occipitalis in grösserer Ausdehnung erhält. Dadurch gewinnt der Schädel sehr an Solidität und Festigkeit und zwar um so mehr, als die Knochenschilder von der dorsalen Schädelfläche sich seitlich über die Augenhöhlen herabwölben und so mit den Opercularknochen, der Praemaxille und Maxille in Contact tretend, einen rings geschlossenen Knochenkürass zu Stande bringen, der nur von der relativ kleinen Oeffnung für das Auge unterbrochen ist.

Oben auf dem Schädel unterscheidet man in ähnlicher Anordnung, wie bei den Sturionen, die Ossa nasalia, frontalia und parietalia (Fig. 86 *N*, *F*, *P*). Die zwei letztgenannten Knochen sind bei Polypterus seitlich von zwei Knochenbändern flankirt (*Sp*), die sich aus einer Menge kleiner, vieleckiger Plättchen aufbauen und die wegen ihrer benachbarten Lage zum Spritzloch (die Pfeile auf Fig. 86) Spiracularknochen genannt werden können. Das Spritzloch mündet seitwärts von den Parietalia auf der Schädeloberfläche aus und führt in einen Schlitz, der vor dem Hyomandibulare und medianwärts vom Palato-Quadratum mit der Mundhöhle in Verbindung steht. Ein zu einer Art von Pflaster zusammengefügter Knochencomplex findet sich in der Regio occipitalis (*a*, *b*, *c*, *d*, *e*) und man kann hier deutlich sehen, wie alle diese Knochen aus Schuppenbildungen hervorgegangen sind. An zahlreichen Schädelknochen bemerkt man Oeffnungen, die in sog. Schleimkanäle hineinführen, und sondirt man letztere, so erhält man im Bereich der Stirnbeine eine Figur, welche an die sog. „Brille“ der Labyrinthodonten erinnert (vergl. die Hautsinnesorgane).

Die Trabecularmassen ossificiren in grosser Ausdehnung zu den sog. Ali- und Orbito-Sphenoiden und auch in der Palatinspange, sowie im Hyomandibulare und im Unterkiefer treten reichliche Knochen auf. Letztere steigern sich bei Amia jederseits auf 14 Stücke, doch ist die Cartilago Meckelii stets in grosser Ausdehnung erhalten. Ein Symplecticum fehlt Polypterus, kommt aber Amia und Lepidosteus zu. Bei Polypterus sowohl, wie bei Amia[1]) finden sich am Boden der Mundhöhle zwischen beiden Mandibularspangen zwei starke Knochenplatten, die sich auf die Teleostier nicht vererbt haben und schwer zu deuten sind. Im Uebrigen sind die Knochenterritorien, wenn auch noch nicht einer eben so starken Differenzirung unterworfen, dieselben, wie bei Teleostiern, so dass ich füglich auf die Schilderung der letzteren verweisen kann.

Als sehr wichtigen Unterschied von den Selachiern und Sturionen muss ich erwähnen, dass bei Knochenganoiden die Vorderenden der Palato-Quadratspangen nicht mehr in der Mittellinie zusammenstossen und hier am Gaumendach durch Bindegewebe befestigt werden, sondern dass sie, in Uebereinstimmung mit allen Te-

1) Von besonderer Wichtigkeit ist der Schädel von Amia calva, insofern er wenige Organisations-Verhältnisse zeigt, die sich nicht als direkte Fortentwicklung von den bei Selachiern, wie vor allem bei den Notidaniden bestehenden Verhältnissen herleiten lassen. Andererseits aber gibt es nur sehr wenige Charaktere im Schädel von Amia, die sich nicht da und dort auch bei Teleostierfamilien vorfinden. In andern Punkten, wie z. B. in der continuirlichen knorpeligen Schädeldecke und in dem Mangel eines Os occipitale superius, weicht er von allen Teleostiern ab. Auch darin unterscheidet er sich von ihnen, dass der Nervus olfactorius wie bei allen Ganoiden in einer direkten Fortsetzung der Schädelhöhle verläuft.

leostiern, mit den Antorbitalfortsätzen ein Articulationsverhältniss eingehen und so also durch die ganze Breite des ethmoidalen Schädelabschnittes von einander getrennt werden.

Interessant ist die von A. Agassiz beschriebene Entwicklung des Kopfs von Lepidosteus, indem sich an dem anfangs nach abwärts und später nach vorwärts gerichteten, hufeisenförmigen Eingang der Mundhöhle eine Reihe von Protuberanzen entwickeln, welche die rüsselartig ausgezogene Schnauze der Larve zum Saugen geschickt machen (vergl. den Tractus intestinalis).

Es gab eine Zeit von ungemessener Dauer (Silur, Devon, Kohle), wo die Knochenganoiden im Verein mit Selachiern die ganze Fischfauna überhaupt vertraten; erst viel später traten die Knochenfische auf, welche sich, wie am besten ein Vergleich mit Amia zeigt, aus ihnen heraus entwickelt haben. Aber nicht allein deshalb sind die Knochenganoiden von hohem Interesse, sondern auch wegen ihrer offenbar nahen Verwandtschaft zu den Dipnoërn sowie den ältesten Amphibien der Kohle und der Trias, d. h. den Ganocephalen, den Labyrinthodonten und Stegocephalen. Es wird uns eine darauf gerichtete Vergleichung später noch einmal bei den Amphibien beschäftigen.

DIPNOI.

Die für Selachier und Ganoiden aufgestellte topographische Eintheilung des Schädels gilt auch für die **Dipnoër**, doch lassen sie zwei Punkte sofort von den Ganoiden, Rochen und Squaliden unterscheiden, nämlich die feste Verwachsung des Suspensorialapparates einer- und der Palato-Quadratspange andrerseits mit dem Schädel. Ferner existiren hier zum ersten Male ausser den vorderen Nasenlöchern auch hintere, welche auf die Luftathmung hinweisen (vergl. das Riechorgan).

Das Cavum cranii erstreckt sich wie bei Selachiern und Ganoiden zwischen beiden Augenhöhlen hindurch bis zur Ethmoidgegend. Die Lamina cribrosa ist grösstentheils knorpelig und der Schädel ist unbeweglich mit der Wirbelsäule verwachsen, ja in seine Regio occipitalis gehen noch ein oder zwei Wirbel mit getrennten oberen Bogen und Dornfortsätzen ein, ein Verhalten, das auch bei Amia calva nachgewiesen worden ist[1]).

Die Knochen, welche sich entweder im Perichondrium oder ausser allem Connex mit dem Knorpel nur in einer bindegewebigen Grundlage entwickeln, sind lange nicht so zahlreich wie bei den Ganoiden. Der unterliegende Primordialschädel bildet entweder eine solide einheitliche Masse (Ceratodus), oder existiren ventral- und dorsalwärts Fontanellen (Protopterus), die durch das Parasphenoid und die Parieto-Frontalia ausgefüllt werden. Diese beiden Knochen treten

1) Man kann also sagen: „Das Cranium der höheren Fische entspricht dem Cranium der Selachier plus einigen (zum mindesten drei) der vordersten Wirbel.“ (M. Sagemehl).
Derselbe Autor führt dieses Herbeiziehen von Wirbeln zum Schädel darauf zurück, dass, wie die Sturionen und Dipnoër beweisen, das (aus Zahnsockeln entstandene) Parasphenoid früher weiter nach hinten reichte und so eine Verknöcherung der dorsalen Pharyngealwand darstellte. Indem es sich dann von hinten nach vorne allmälig verkürzte, gingen die mit dem Cranium schon unbeweglich verbundenen Wirbel in den Bestand des letzteren ein.

medianwärts von den Trabecularmassen eine Strecke weit in Contact, wodurch Anklänge an gewisse Perennibranchiaten gegeben sind. Ausserdem existirt bei Protopterus ein Supraoccipitale und ein dem Nasenseptum auflagerndes, unpaares Supraethmoid, an dessen Seitenrändern die gitterartig durchbrochenen, hyalinknorpeligen Nasenkapseln visirartig weit hervorragen (Fig. 87, *NK*).

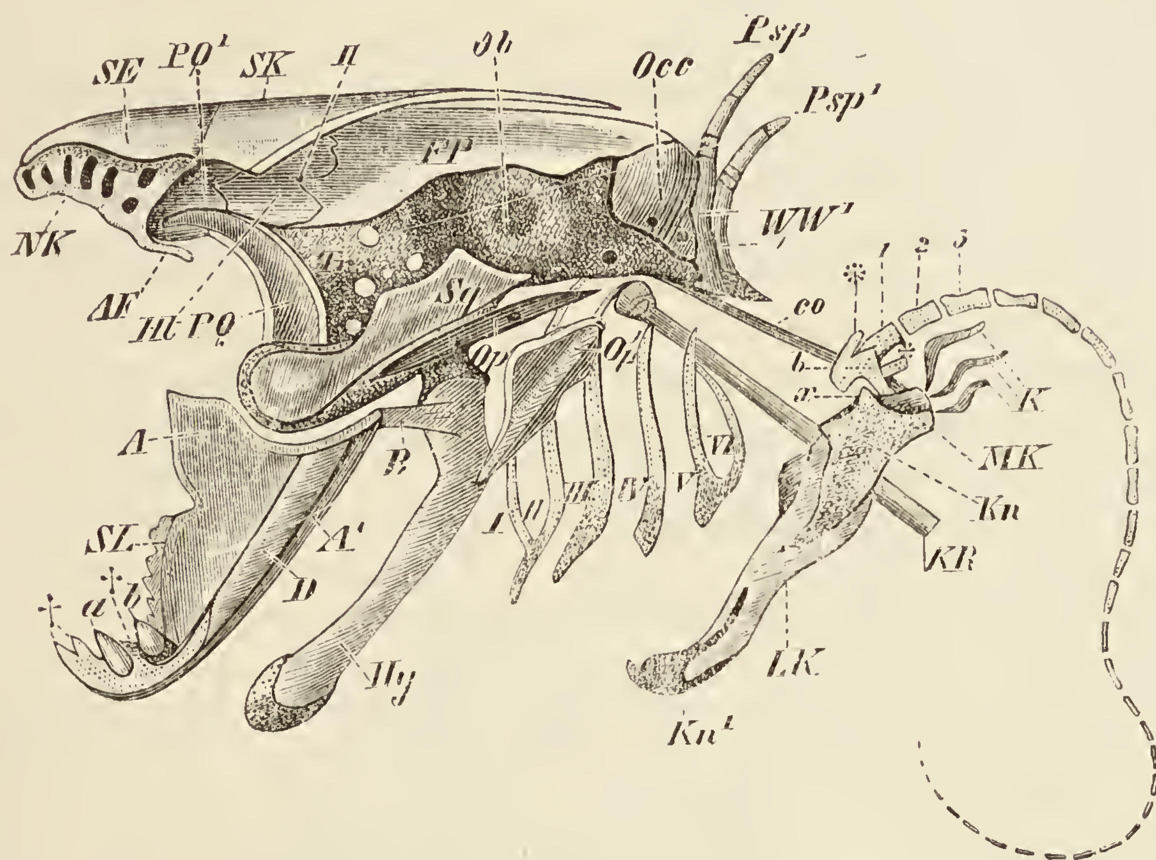


Fig. 87. Kopfskelet, Schultergürtel und vordere Extremität von Protopterus. *W*, *W*¹ In das Kopfskelet einbezogene Wirbelkörper mit ihren Processus spinosi (*Psp*, *Psp*¹), *Occ* Supraoccipitale mit den Hypoglossuslöchern, *Ob* Ohrblase, *Tr* Trabekel mit den Oeffnungen für den Trigeminus und Facialis, *FP* Fronto-Parietale, *Ht* Häutige Fontanelle vom Opticusloch (*II*) durchbohrt, *SK* Sehnenknochen, *SE* Supra-Ethmoid, *NK* Knorpelige Nasenkapsel, *AF* Antorbitalfortsatz (der Labialknorpel, welcher eine ähnliche Lage und Richtung hat, ist nicht eingezeichnet), *PQ* Palato-Quadratum, welches bei *PQ*¹ mit dem der andern Seite convergirt, *Sq* Squamosum, das Quadratum bedeckend, *AA* Articulare durch ein fibröses Band (*B*) mit dem Hyoid (*Hy*) verbunden, *D* Dentale externum, †† frei zu Tage liegender, in Prominenzen auswachsender Meckel'scher Knorpel, *SL* Schmelzleiste, *a*, *b* Zwei Zähne, *Op*, *Op*¹ Rudimentäre Opercularknochen, *I—VI* die sechs Branchialbogen, *KR* Kopfrippe, *LK*, *MK* Laterale und mediale, den Schulterknorpel (*Kn*, *Kn*¹) einscheidende Knochenlamelle, *co* fibröses Band, welches das obere Ende des Schulterbogens mit dem Schädel verbindet, *x* Gelenkkopf des Schultergürtels, mit welchem das Basalglied (*b*) der freien Extremität articulirt, ** rudimentäre Seitenstrahlen (biserialer Typus) desselben, 1, 2, 3 die drei nächsten Glieder der freien Extremität.

Nach vorne von dem Nasenseptum liegt bei Protopterus ein, zwei Zähne tragendes, knorpeliges Rostrale. Das Palato-Quadratum von Protopterus stellt eine sehr massive Knochenlamelle dar und die Hälften beider Seiten stossen vorn am Gaumendach enge zusammen und können wohl auch ganz verwachsen. Sie tragen an dieser Stelle messerscharfe, mit Email überzogene Kanten, die nach verschiedenen Richtungen sternartig ausstrahlend, wahrscheinlich auch den Vomer in sich enthalten. Indem sich die annähernd sagittal stehenden Palato-Quadrata enge an die Seitenränder des Parasphenoids anschmiegen, lassen sie die das Gaumendach bildende Basis cranii kahnartig vertieft erscheinen. Zwei sehr eigenthümliche, spiessartige Knochenlamellen entwickeln sich dicht unter der Haut der Schädeloberfläche;

sie entspringen, anfangs enge zusammenliegend, mit breitem Rand an der hinteren Circumferenz des Supraethmoids, von wo sie in der Längsaxe des Schädels unter allmähliger Verjüngung nach hinten bis zur Occipitalgegend laufen. Sie sind durch die starken Fleischmassen des Musculus temporalis, der an ihrer Unterfläche entspringt, von den unterliegenden Parieto-Frontalia abgehoben und man kann sie nicht anders als im Sinn von Sehnenverknöcherungen auffassen (Wiedersheim). (Fig. 87, bei *SK.*)

Die Ohrblasen, an denen die Bogengänge deutlich durchschimmern, bestehen ganz aus Hyalinknorpel, sind aber wie bei Teleostiern gegen das Cavum cranii herein nur durch eine fibröse Haut abgeschlossen. Nach vorne von ihnen entspringt der sehr stark nach vorne und abwärts geneigte Suspensorialapparat für den Unterkiefer; in demselben ist kein Hyomandibulare und ebensowenig ein Symplecticum enthalten, sondern er ist, soweit dies am ausgewachsenen Schädel zu beurtheilen ist, morphologisch nur als ein Quadratum aufzufassen. Dies gilt für Protopterus; bei Ceratodus hingegen sind, wenn auch sehr rudimentäre Spuren davon vorhanden. An der Aussenseite des Quadratknorpels von Protopterus liegt ein Belegknochen, der mit dem Squamosum der Amphibien übereinstimmt. Kiemendeckel und Kiemenhautstrahlen, theils knorpelig, theils knöchern, sind bei Dipnoërn vorhanden, aber sehr zurückgebildet. Der Hyoidbogen ist eingliederig, zeigt eine perichondrale Knochenhülse und ist durch ein Band am oberen Ende der Mandibel befestigt. Die Branchialbogen, wovon man bei Protopterus sechs, bei Ceratodus aber nur fünf unterscheiden kann, sind ganz hyalin und machen einen sehr rudimentären Eindruck. Der Kiemenraum wird nach hinten durch eine fibröse Membran abgeschlossen und diese wird durch eine unterhalb des Vagusloches an die Basis cranii befestigte „Kopfrippe“ (Huxley) expandirt erhalten. (Fig. 87, *KR*) [1]).

Die bei Selachiern auftretenden Labialknorpel finden sich auch bei Dipnoërn, so z. B. bei Ceratodus im Bereich der Choanen, bei Protopterus seitlich an der hinteren Ethmoidgegend. Der Unterkiefer welcher einen sehr massiven, gut verknöcherten Eindruck macht, wird überwiegend von einem starken, einen kräftigen Kronenfortsatz entwickelnden Articulare gebildet, und dazu kommt noch ein Angulare sowie ein Dentale. Letzteres ist sehr schwach und reicht nur etwas über die Hälfte des Unterkiefers nach vorne, so dass von hier an der Meckel'sche Knorpel wieder frei zu Tage tritt. Vorne in der Medianlinie fliesst letzterer von beiden Seiten zu einer starken, unpaaren Platte zusammen, an der man verschiedene Fortsätze unterscheiden kann (Fig. 87, bei †). Jene messerscharfen, mit Email überzogenen Kanten, die wir unterhalb der Ethmoidgegend getroffen haben, finden sich auch am Unterkiefer.

So sehen wir in dem Schädel von Protopterus Charaktere vereinigt aus der Gruppe der Ganoiden, Chimaeren, der niedersten Amphibien (d. h. der Molche) und der Teleostier, mit keiner von diesen Gruppen aber ist er ganz zu vereinigen, wenn auch die Stammform eine und dieselbe gewesen sein mag. Die Dipnoër sind sehr alt und finden sich schon in der Trias und der Kohle (Ceratodus); vielleicht haben sie auch schon im Devon existirt.

---

1) Dieser paarige Knochen gehört wohl zum Visceralskelet (Wiedersheim).

TELEOSTIER.

Der Primordialschädel persistirt bei den meisten **Teleostiern**[1]) in grosser Ausdehnung, was namentlich für die Regio auditiva und naso-ethmoidalis, sowie für das Schädeldach, wo sich häufig nur in der Parietalgegend zwei Fontanellen finden, seine Gültigkeit hat. Die Schädelhöhle kann sich wie bei Selachiern, Ganoiden und Dipnoërn bis nach vorne zur Ethmoidalgegend erstrecken und in diesem Fall auch seitlich und vorne von Knorpel begrenzt sein (Cyprinoiden, Siluroiden), oder sie zeigt sich zwischen beiden Augäpfeln eingeschnürt und verkümmert (vergl. Fig. 78, *C*). An ihre Stelle tritt in diesem Fall ein membranös-knorpeliges, sagittal stehendes Septum interorbitale, das nur dorsalwärts eine Strecke weit zur Bergung des N. olfactorius gehöhlt ist (Salmoniden und viele andere).

Wie bei den Ganoidei holostei ist die Palatinspange seitlich an der Ethmoidgegend gelenkig befestigt und lässt eine ganze Kette von Knochentafeln in ihrem Perichondrium entstehen, die man als Quadratum, Pterygoid, Meta-, Mesopterygoid und Palatinum unterscheidet. Die einzelnen Stücke bleiben stets durch breitere oder schmälere Knorpelcommissuren unter einander verbunden.

In der Occipitalgegend entwickeln sich in der Umgebung des Foramen magnum vier Knochen, oben ein Supraoccipitale, unten ein Basioccipitale und seitlich je ein Occipitale laterale (Exoccipitale). Das Basioccipitale sieht ganz aus wie ein Wirbelkörper und besitzt dem entsprechend an seiner Hinterfläche entweder einen von Chordamasse erfüllten Hohlraum oder einen Gelenkkopf, der dann in einer Grube des ersten Wirbels articulirt, oder endlich passt ein an der Vordercircumferenz des letzteren entwickelter Gelenkkopf in eine Pfanne des Basioccipitale.

In der Ohrgegend entsteht vorne und unten das Petrosum (Prooticum), darüber das Postfrontale (Sphenoticum) und hinter diesem, in derselben Horizontalebene liegend, das Squamosum (Pteroticum) und Intercalare (Opisthoticum). Die beiden letzteren, von denen übrigens das Intercalare inconstant ist, erzeugen einen, die Articulationsstelle des Hyomandibulare überragenden Kamm an der lateralen Fläche der Ohrkapsel. An der Begrenzung der letzteren kann sich ferner betheiligen ein Knochen, der zwischen dem Supraoccipitale und dem Squamosum entsteht und den Namen Occipitale externum (Epioticum) führt. Mit ihm verbindet sich das oberste Ende des Schultergürtels. Die Prootica (Fig. 88, **A** und **B** *Pro*, *Pro*[1]) können, lateralwärts weit herab sich erstreckend, in der Mittellinie unmittelbar vor dem Basioccipitale zusammenfliessen und so am Aufbau der Schädelbasis Theil nehmen. Letztere wird nach vorne noch vervollständigt durch ein Basisphenoid, das nicht allen, aber doch den meisten Teleostiern zukommt (Fig. 88 **B**, *Bs*). Nach vorne an das Interorbitalseptum grenzend, gabelt es sich nach beiden Seiten hin und zwischen den beiden Schenkeln hindurch steigt die Hy-

---

1) Wie Ph. Stöhr gezeigt hat, weicht die Anlage des Teleostier-Schädels (Salmoniden) in manchen, nicht unwesentlichen Punkten, wie z. B. in der Reihenfolge des Auftretens der einzelnen Skelettheile und in der Bildung der Basis cranii, von derjenigen anderer Vertebraten, z. B. der Amphibien, beträchtlich ab.

pophysis cerebri bis zum Parasphenoid hinunter. In ihrer Axenverlängerung liegen zwei weitere Knochen, die Alisphenoide, und an diese schliessen sich die Orbitosphenoide an (*As*, *Obs*); beide hängen in ihrer Form und Grösse von der Ausbildung des Bulbus oculi ab und helfen die Seitenwand der Hirnkapsel construiren. Sie sind inconstant und können durch Knorpel oder Bindegewebe ersetzt werden. Stets paarig angelegt können sie später — und dies gilt in erster Linie für die Orbitosphenoide — von beiden Seiten zusammenfliessen und so eine Kapsel bilden, die zur Aufnahme eines Theils des Vorderhirns und der Riechnerven dient. Letztere durchbohren dann die als Lamina cribrosa fungirende Vorderwand, was auch nichts Auffallendes an sich hat, da dieselbe durch einen Ossificationsprocess im Ethmoidalknorpel entstanden ist; ja die Verknöcherung kann sich, wie z. B. bei Gadus, über den ganzen Ethmoidalknorpel erstrecken. Im Centrum des letzteren liegt bei vielen Fischen ein in der Vorwärtsverlängerung des Interorbitalseptums gelegener Hohl-

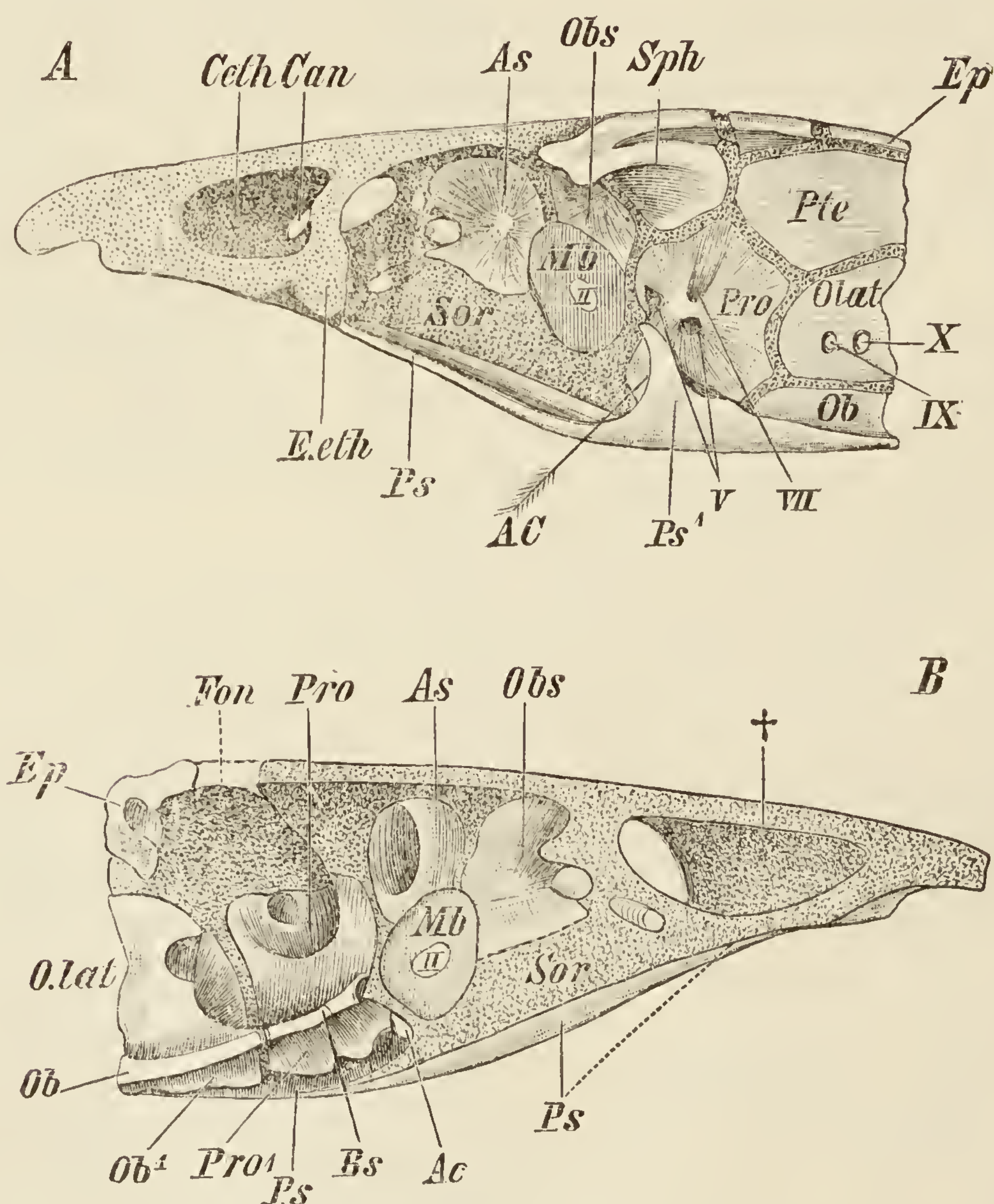


Fig. 88. Kopfskelet der Bachforelle, vergrössert. *A* Seitl. Ansicht nach Entfernung sämmtlicher Deckknochen des Kiefer-, Suspensorial-, Pterygoid- und Opercularapparates. *B* Dasselbe Präparat in der Medianlinie durchschnitten und von der Schädelhöhle aus betrachtet.

Ceth Cavum ethmoidale, *Can* Canalis olfactorius, *Eeth*, Ektethmoid, *Sor* Septum interorbitale, *II* Foramen opticum, in einer Membran (*Mb*) liegend, *As* Alisphenoid, *Obs* Orbitosphenoid, *Ac* Augenmuskelcanal, *Sph* Sphenoticum, *Pro Pro*¹ Prooticum, *Pte* Pteroticum, *Ep* Epioticum, *Ps* Parasphenoid, *Ps*¹ Fortsatz dieses Knochens, welcher die Ohrkapsel seitlich umgreift und den Augenmuskelcanal formiren hilft, *Ob*, *Ob*¹ Occipitale basilare, *Olat* Occipitale laterale, *Fon* Fontanelle, *V*, *VII*, *IX*, *X* Austrittsöffnung des Nerv. trigeminus, facialis, glossopharyngeus und vagus.

raum, der von Fett und Bindegewebe erfüllt ist und sich sowohl dorsalwärts gegen das Schädeldach, als auch gegen die Mundhöhle herein öffnet. Seine Bedeutung kennt man nicht (Fig. 88 **B**, †).

Eine sehr starke, die Orbita nach vorne zu schalenartig abschliessende Verknöcherung entsteht aussen und hinten im Ethmoidknorpel, genau an der Stelle, wo bei Ganoiden und Selachiern der Antorbitalfortsatz liegt. Man kann diesen Fortsatz, der nur dem Aal fehlt, mit Ektethmoid (Parker) oder Praefrontale bezeichnen.

Alle die bis jetzt beschriebenen Knochen entwickeln sich im Perichondrium und können, von hier aus centralwärts wachsend, den anliegenden Knorpel entweder sehr beschränken oder auch ganz zum Schwund bringen. Meistens aber finden sich zwischen den einzelnen Knochenterritorien zeitlebens Knorpelcommissuren von grösserem oder geringerem Durchmesser, ganz so wie wir ihnen auch in der Palatinspange begegnet sind (Fig. 88 und 89, **A, B**).

Die Riechorgane stellen, wie bei allen Fischen, einfache, nach dem Gaumen zu in der Regel nicht durchbohrte Gruben im Nasalknorpel dar. Zwischen ihnen können die Trabecularmassen noch eine ziemliche Strecke nach vorne auswachsen und an ihrem äussersten Ende rudimentäre Labialknorpel tragen. Eine höchst merkwürdige Bildung ist ein bei manchen Teleostiern auftretender Kanal, der in der Längsaxe der Schädelbasis gelagert die Augenmuskeln umschliesst (Fig. 88, **A** und **B**, bei *AC*). Dieser Augenmuskelkanal entsteht entwicklungsgeschichtlich erst ziemlich spät und wird häufig von Seiten des Parasphenoids und des Petrosum basalwärts und seitlich abgeschlossen. Das zapfenartig nach unten sich verlängernde Basisphenoid theilt sein Lumen in zwei Hälften, deren jede (Fig. 88, *AC*) sich in der prootischen Gegend frei gegen die

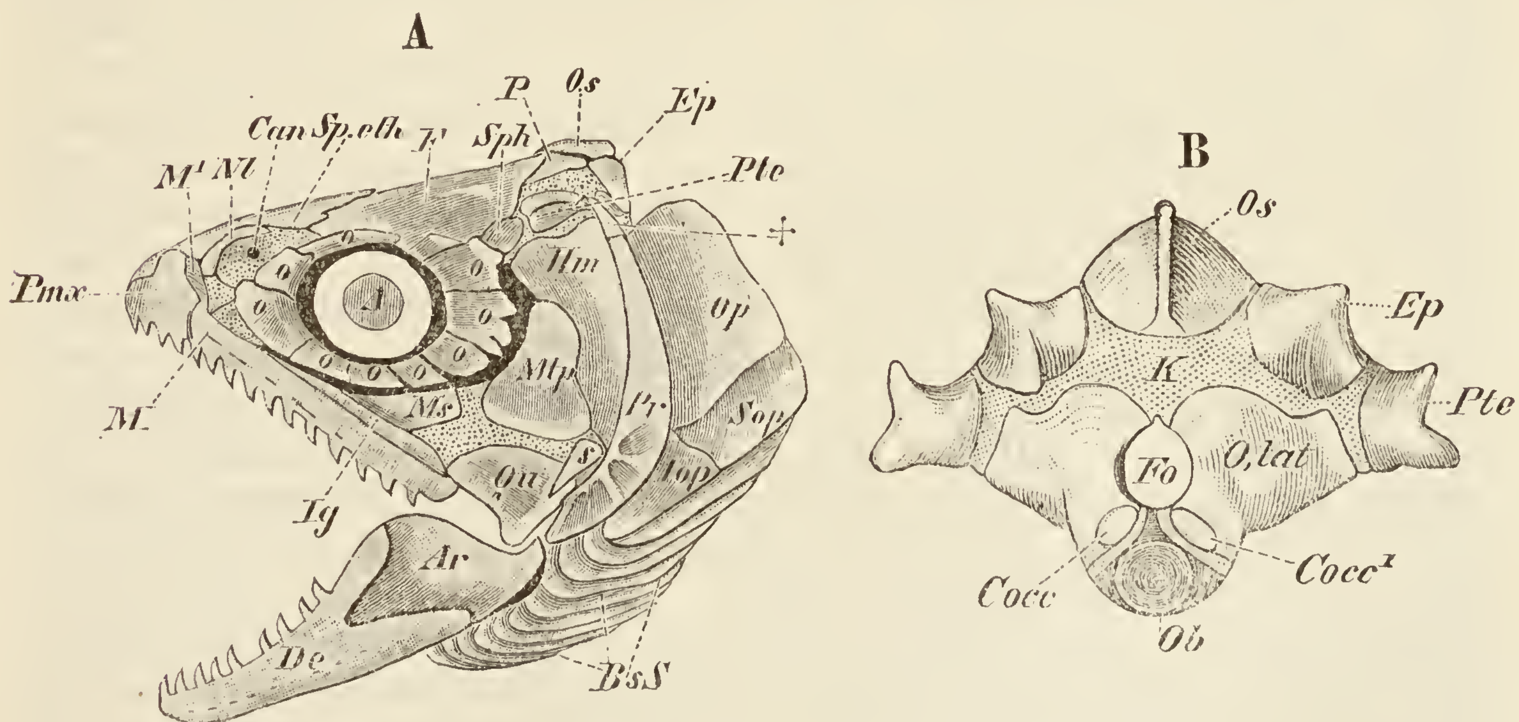


Fig. 89. Kopfskelet der Bachforelle. *A* Seitliche Ansicht. *B* derselbe Schädel von hinten gesehen, vergrössert. *Pmx* Praemaxillare, *M*, *M*¹ Maxillare, *Ig* Iugale, *Nl* Nasale, *Can* Canal des Nervus olfactorius, *Sp. eth* Supraethmoid, *F*, *F* Frontale, *P* Parietale, *o*, *o*, *o* Orbitaler Knochenring, *Hm* Hyomandibulare, *s* Symplecticum, *Qu* Quadratum, *Mtp* Metapterygoid, *Ms* Mesopterygoid, *Pr* Praeoperculum, *p* Operculum *Iop* Interoperculum, *Sop* Suboperculum, *Sph* Sphenoticum, *Ep* Epioticum, *Pte* Pteroticum, *Olat* Occipitale laterale, *Ob* Occipitale basilare, *Os* Occipitale superius (Supraoccipitale), *A* Auge, *Cocc Cocc*¹ Contactflächen mit dem ersten Wirbel, *Fo* Foramen occipitale, *Ar* Articulare, *De* Dentale, *BsS* Branchiostegalstrahlen.

Orbita öffnet. Gadus, Silurus und Lophius besitzen keinen Augenmuskelkanal. (Vergl. auch Fig. 88, B, wo das Innere des Augenmuskel-Canales sichtbar ist.)

Auf der dorsalen Schädelfläche entstehen folgende Knochen: die Parietalia, Frontalia (oft zu einem Knochen zusammenfliessend), das Supraethmoidale (das paarige oder unpaare Nasale). Dazu kommt im Bereich der Apertura nasalis externa eine inconstante Zahl von kleinen Knochensplittern. Alle diese Knochen sind reichlich (z. B. beim Hecht) von sog. Schleimkanälen durchzogen und können bei Siluroiden eine so stattliche Entwicklung zeigen, dass sie an die massiven Knochenschilder der Ganoiden erinnern.

Basalwärts am Cranium findet sich das grosse, oft seitliche Fortsätze gegen das Petrosum ausschickende Parasphenoid und der Vomer, vorne liegt das Praemaxillare und aussen vom Palatinbogen das Maxillare, an welches sich hinten noch ein Jugale anschliessen kann. Ober- und Zwischenkiefer zeigen übrigens in ihrem Vorkommen und ihrer Entwicklung grosse Schwankungen; so kann letzterer ganz fehlen (Muraenoiden) oder enorm entwickelt sein (Siluroiden). Nicht nur diese beiden, die obere Umgrenzung des Mundeinganges bildenden Skeletstücke können reich bezahnt sein, sondern auch der Vomer, das Parasphenoid, ja überhaupt alle die Mundhöhle begrenzenden Knochen können Zähne tragen. Der Meckel'sche Knorpel umgiebt sich aussen und theilweise auch auf seiner Innenseite mit einem Dentale, dazu kommt noch durch Verknöcherung seines proximalen Endes ein Articulare und ferner kann noch ein Angulare und ein Coronoideum dazu treten. Vorne sind beide Unterkieferhälften durch Bindegewebe mit einander vereinigt.

Es erübrigt noch, jener Knochen des Teleostierschädels zu gedenken, die mehr als platten- oder spangenartige Vorwerke des Schädels imponiren und welche man in drei Gruppen zerfällen kann. Die erste haben wir als eine in der Continuität der Palatinspange perichondral sich entwickelnde Kette von Knochenlamellen bereits kennen gelernt, die zweite und dritte, welche aus reinen Hautverknöcherungen besteht, entwickelt sich einerseits in der Umgebung der Orbita, andrerseits in der Kiemenhautfalte (Opercularknochen). Ehe wir uns nun zu den beiden letzten wenden, müssen wir noch auf den mit der Palatinspange in engstem Connex stehenden Suspensorialapparat einen Blick werfen, und da sich derselbe in seiner fertigen Ausbildung ziemlich complicirt verhält, mag es passend sein, ihn in seiner Entstehung zu verfolgen. Der ursprünglich einfache Hyoidbogen spaltet sich nach W. K. Parker seiner ganzen Länge nach in zwei unmittelbar hinter einander liegende Stücke. Das vordere ist das Hyo-Mandibulare, das hintere das Kerato-Hyale oder das eigentliche Hyoid. Kurz darauf gliedert sich der primitive Mandibularbogen in ein kleineres proximales Stück, das Quadratum, und in ein viel längeres distales, den Meckel'schen Knorpel. Während nun das Quadratum vorne mit dem Palatinum zusammenfliesst, rundet es sich unten knopfartig ab und ist in eine tiefe Pfanne am Proximalende des Meckel'schen Knorpels eingelassen. Zugleich rückt es vom Schädel abwärts und in den dadurch entstehenden Zwischenraum schiebt sich das Hyomandibulare mit seinem distalen, verjüngten Ende von hinten herein und wird so, mit dem Quadratum in directe Berührung kommend,

zum Träger des letzteren, sowie indirect zu dem des Meckel'schen Knorpels resp. der ganzen Mandibularspange. In seinem Perichondrium entstehen zwei Knochen, ein grösserer, das eigentliche Hyomandibulare, und ein kleinerer griffelförmiger, distaler, das Symplecticum. Jener ist mit der Aussenwand der Gehörkapsel gelenkig verbunden, letzterer wird in eine Spalte am Hinterrand des Quadratum aufgenommen (Fig. 89, A bei *Hm*, *s*, *Qu*).

Während dieser Vorgänge ist das Kerato-Hyale an der Hinterseite des Hyomandibulare allmählig nach unten gerutscht, bleibt aber an der zwischen letzterem und dem Symplecticum existirenden Knorpelcommissur durch eine kleine Knorpelspange, das Interhyale, angeheftet (vergl. Fig. 89). Am Hinterrand der Oberhälfte des Hyomandibulare existirt eine mit Knorpel überzogene Protuberanz zur Gelenkverbindung mit dem grössten Knochen des Kiemendeckels, dem Operculum. Das Kerato-Hyale gliedert sich weiterhin in mehrerere und zwar meistens in drei Abschnitte, die von oben nach unten die Namen Epikeratohyale, Keratohyale und Hypohyale führen (W. K. Parker). Die letzteren werden häufig, wenn auch nicht immer, durch ein oft weit in die Zunge hinein sich erstreckendes Basihyale oder Os entoglossum in der ventralen Mittellinie vereinigt. In ganz analoger Weise gliedern sich, wie wir schon in der Einleitung zum Schädelskelet gesehen haben, die meist in der Fünfzahl auftretenden Branchialbogen in ein Pharyngo-, Epi-, Kerato- und Hypobranchiale, die alle einzeln verknöchern können. Kiemen tragen meist nur die vier ersten und nach hinten nehmen sie, wie wir dies bei allen Wirbelthieren beobachten, an Grösse und reicher Gliederung ab und werden basalwärts durch, sowohl nach Zahl als nach Form sehr variirende Copulae oder Basibranchialia in der Mittellinie vereinigt. An den verschiedensten Stellen kann die der Schlundseite zugekehrte Fläche der Kiemenbogen zahnartige Bildungen tragen.

In der Umgebung des Bulbus oculi entwickelt sich bei den meisten Knochenfischen ein aus kleineren oder grösseren, dünnen Lamellen bestehender Orbitalring. Er kann, wie z. B. bei Coregonus, theilweise doppelt sein und ist wohl ursprünglich aus Schuppen entstanden zu denken. Wir werden ähnlichen Bildungen erst wieder bei den Sauropsiden begegnen, obgleich man an keine genetischen Beziehungen zwischen beiden denken darf.

In der beim Embryo an der Hintercircumferenz des Hyomandibulare existirenden Hautfalte entwickeln sich meistens vier, den Kiemendeckel zusammensetzende Opercularstücke, nämlich ein meist halbmondförmiges Praeoperculum, ein mit dem Hyomandibulare articulirendes Operculum, ein Inter- und Suboperculum. Ihre Oberfläche zeigt gewöhnlich von einem Ossificationspunkt ausgehende radiäre Sculpturen und zahlreiche, in „Schleimkanäle" führende Oeffnungen. Bei Siluroiden kann die Zahl, ähnlich wie bei Ganoiden, beschränkt sein, insofern sich hier kein Suboperculum entwickelt. Die oben erwähnte Hautfalte setzt sich vom Hyomandibulare nach abwärts auf die Hinterseite des Keratohyale fort und in ihr entwickelt sich zum Schutz für den Kiemenraum eine grosse Zahl von schwach gekrümmten, oft dachziegelartig sich deckenden Kiemenhaut- oder Branchiostegalstrahlen.

CYCLOSTOMEN.

Wenn auch das eigentliche Cranium dieser Fischgruppe entwicklungsgeschichtlich von demjenigen der übrigen Vertebraten principiell nicht abweicht, indem auch hier die Trabekel, sowie die getrennt sich anlegenden Sinneskapseln den Grundplan vorzeichnen, so zeigt sich doch im übrigen, fertigen Schädelbau so viel Eigenthümliches, dass man dieses Kopfskelet nicht wohl zum Ausgangspunkt für dasjenige der übrigen Vertebraten benutzen kann (Fig. 90).

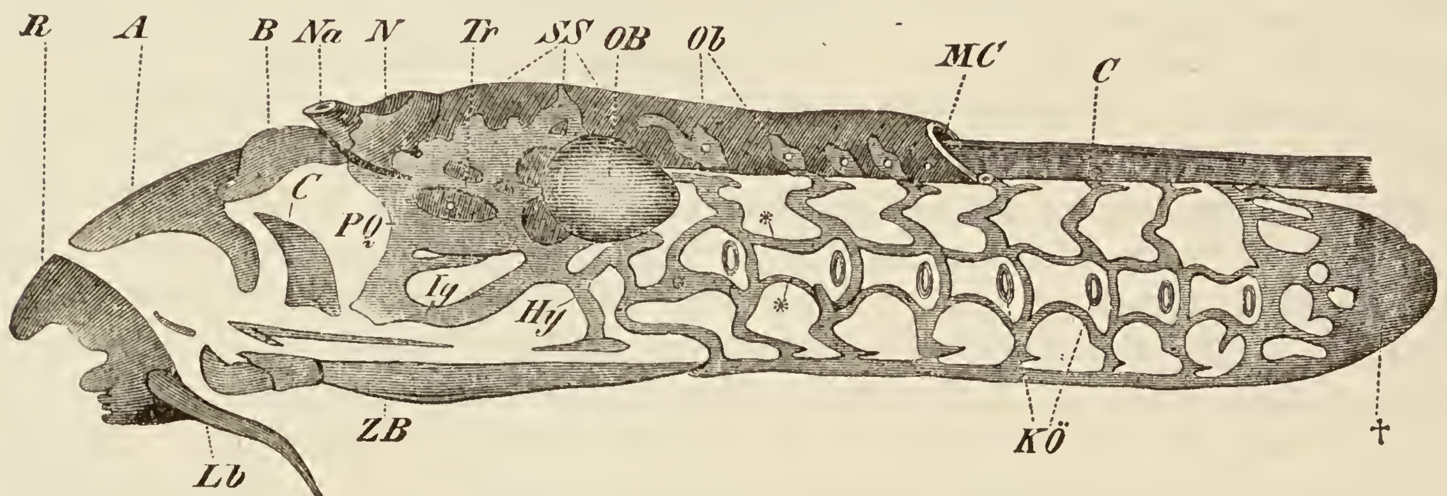


Fig. 90. Kopfskelet von Petromyzon Planeri. *Lb* Labialknorpel, *R* knorpelige, ringförmige Inlage des Saugmundes, *A*, *B*, *C* drei weitere Stützplatten des Saugmundes, *ZB* Zungenbein, *Na* Apertura nasalis externa, *N* Nasensack, *Tr* Trabekel, *PQ* Palato-Quadratum, *Ig* Spange, die noch zum Palato-quadratum gehört, *SS* fibröses Schädelrohr, welches nach hinten bei *MC* (Medullarkanal) durchschnitten ist, *OB* Ohrblase. *Ob* obere Bogen, *Hy* Hyoid, *KO* Kiemenöffnungen, † hinterer Blindsack des Kiemenkorbes, * * Querspangen des Kiemenkorbes, *C* Chorda.

Es hat dieses seinen Grund in der parasitischen Lebensweise dieser Thiere, wodurch gewisse Theile, wie z. B. der ganze Kieferapparat, eine Rückbildung oder wenigstens eine Veränderung erfahren haben, während andere neu entstanden sind und den Schädel nach vorne röhrenartig verlängern. Diese neuen Erwerbungen, welche der Larve von Petromyzon, dem Querder, (Ammocoetes) noch fehlen, bestehen bei dem geschlechtsreifen Neunauge aus einem System dachziegelartig sich deckender Knorpelplatten, die nach vorne durch einen den Mundeingang umsäumenden Ringknorpel (*R*) abgeschlossen werden (Fig. 90, *A*, *B*, *R*). Letzterer entwickelt auf seiner Innenfläche eine grosse Anzahl von Hornzähnen, mit welchen sich das an einem Wirth sich ansaugende Thier einbohren kann. Aus diesem Grunde hat man diese Fische als **Cyclostomen** sämmtlichen übrigen, mit Kiefern begabten Vertebraten als den **Gnathostomen** gegenübergestellt und man ist umsomehr berechtigt, diese scharfe Trennungslinie zu ziehen, als auch das Visceralskelet eine ganz isolirte Stellung einnimmt. So besteht es bei Petromyzonten aus einem sehr zierlichen, hyalinknorpeligen Gitterwerk, das von sieben Oeffnungen durchbrochen (*KÖ*) eine sehr oberflächliche, im Bereich der äusseren Körperdecken befindliche Lage hat.

Bei den übrigen Wirbelthieren ist das Kiemenskelet bekanntlich tief nach einwärts in den Bereich der Schlundwandungen versenkt und man könnte etwa nur an einen Vergleich mit den oben erwähnten Ektobranchialia der Selachier denken. Allein dies scheint nach den Untersuchungen von A. Dohrn unzulässig, wonach die Kiemenknorpel der Pe-

tromyzonten trotz ihrer oberflächlichen Lagerung mit dem eigentlichen, inneren Branchialskelet, d. h. mit den Visceralbogen der Selachier in fast allen Beziehungen als homolog zu betrachten sind. Dabei legen sie sich allerdings als einheitliche Knorpelstäbe an und zerfallen noch nicht in einzelne Gliedstücke. Nach Dohrn aber lassen sich alle Verschiedenheiten leicht aus der verschiedenen Lebensweise beider genannter Fischabtheilungen erklären und so kommt jener Autor zu dem Resultat, dass die Visceralbogenbildungen der Selachier und Petromyzonten „als verschieden gerichtete Differenzirungen einer von gemeinsamen Vorfahren ererbten Anlage" zu betrachten seien.

Nach hinten schliesst der Kiemenkorb ab mit einer fensterartig durchbrochenen Knorpelkuppel (†), welche das Herz umgibt. Anklänge daran sind uns auch bei Selachiern begegnet. Bezüglich der feineren Verhältnisse des Kiemenkorbs muss ich auf die Abbildung (Fig. 89) verweisen.

Auf dem Uebergang der Seiten- in die Ventralfläche des am Mundeingang liegenden Ringknorpels finden sich zwei schlanke Labialknorpel und dicht dahinter treffen wir am Boden der Mundhöhle einen zum Sauggeschäft in Beziehung stehenden, complicirten Knorpelapparat (*ZB*), der vielleicht aus einem reich differenzirten Basihyale hervorgegangen ist. Was endlich das eigentliche Cranium betrifft, so baut es sich hauptsächlich aus der nach vorne sich verlängernden, skeletogenen Chordaschicht (*SS*) auf, welche einen häutigen, fibrösen Sack formirt und ohne Gelenkverbindung direct in den Wirbelkanal sich fortsetzt (*MC*). Seitlich und basalwärts finden sich als Stützelemente die trabecularen Knorpelmassen (*Tr*). Sie unterliegen nach Form und Ausdehnung grossen individuellen Schwankungen. Die Chorda persistirt wie bei Selachiern, Dipnoërn und Ganoiden intracraniell das ganze Leben hindurch und erstreckt sich relativ weiter in die Basis cranii hinein, als bei irgend einem andern Wirbelthier.

Die grossen knorpeligen Ohrblasen (*OB*), in denen sich so wenig Knochen entwickeln, als in irgend einem andern Theil des Cyclostomenschädels, sind mit dem Hinterende der Trabekel innig verwachsen. An ihrem vorderen und unteren Umfang entsenden sie spangenartige Ausläufer, die man vielleicht mit einem Suspensorium, einem Palato-Quadratum und Hyoid vergleichen darf (*PQ*, *Ig*, *Hy*).

Eine ganz besondere Beachtung verdient der knorpelig-fibröse Riechsack *(N)*, welcher nicht wie bei den übrigen Vertebraten ventralwärts (Selachier) oder vorne am Schädel, sondern in Anpassung an das Sauggeschäft dorsalwärts ausmündet *(Na)*; ferner legt sich derselbe nicht paarig an, sondern ist und bleibt von Anfang an unpaar (Monorhinen, Häckel). Dieser Punkt zusammen mit dem eigenartigen Visceralskelet und Saugapparat genügen schon, um den Cyclostomen eine ganz isolirte Stellung im zoologischen System anzuweisen.

Während das Riechorgan der Neunaugen nur eine kurzhalsige, gegen die Mundhöhle blind geschlossene Flasche darstellt, ist es bei den Myxinoiden zu einer langen, von Knorpelringen umspannten Röhre kaminartig ausgewachsen (vergl. das Capitel über das Riechorgan). Ausserdem aber unterscheidet es sich dadurch wesentlich von dem der Petromyzonten, dass es durch einen langen Nasen-Gaumengang mit dem Cavum oris in Communication steht, so dass also hier das sonst nur für luftathmende Wirbelthiere charakteristische Verhalten gegeben ist.

Die isolirte Stellung der Cyclostomen macht es sehr schwierig, diese Fischgruppe in irgendwelche genetische Beziehung zu andern Wirbelthieren zu bringen und alle darauf gerichteten Speculationen müssen vor der Hand als sehr gewagt bezeichnet werden. Gleichwohl will ich nicht unerwähnt lassen, dass gewisse Entwickelungsstadien der ungeschwänzten Batrachier auffallende Aehnlichkeit mit dem Schädel des Ammocoetes besitzen, so dass man vielleicht beide als aus einer gemeinsamen Stammform entsprungen betrachten darf (Huxley).

Amphibien.

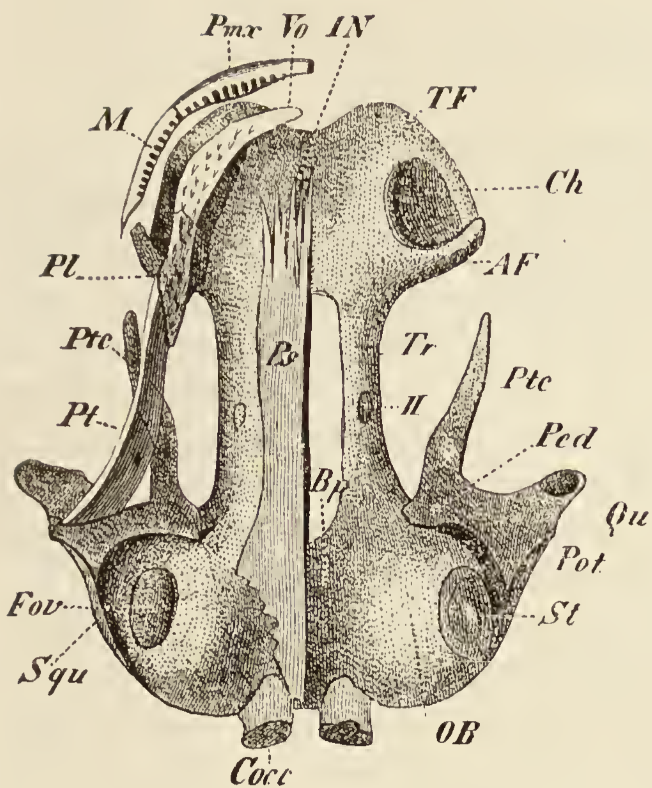
URODELEN.

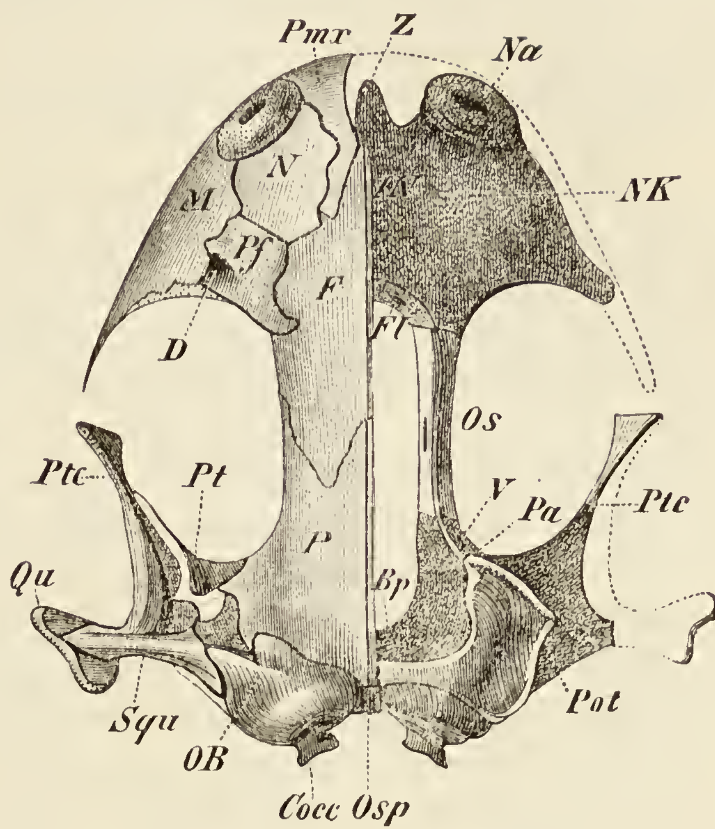
Ihr Kopfskelet unterscheidet sich von dem der Fische hauptsächlich durch negative Charaktere, nämlich einerseits durch geringere Entwicklung des Chondrocraniums beim erwachsenen Thier, andrerseits durch eine geringere Zahl von einzelnen Knochen. Der Knorpelschädel setzt sich folgendermassen zusammen. Hinten liegt bei der Larve eine das Foramen occipitale umgrenzende Spange, an deren ventraler Circumferenz nach hinten zwei Gelenkhöcker zur Articulation mit dem ersten Wirbel auswachsen, während sie nach vorne continuirlich in die Ohrblasen resp. in die dieselben verbindende Basilarplatte übergeht. Die Chorda geht bei erwachsenen Urodelen meist spurlos zu Grunde, tritt aber in wichtige Beziehungen zur ersten Wirbelanlage, welche, wie ich bei der Wirbelsäule bereits dargethan habe, in den Schädel mit einbezogen wird.

Mit den Ohrkapseln hängen die die Seitentheile des Craniums bildenden Trabekel continuirlich zusammen und nach vorne in der Ethmoidgegend kommt es zur Bildung der uns schon von den Fischen her bekannten Antorbitalfortsätze, welche entweder frei nach aussen ragen und von den Nasenkapseln getrennt bleiben (Ichthyoden und einige Salamandrinen), oder in deren Knorpelmasse mit einbezogen werden (Derotremen, Salamandrinen). Vorne fliessen die Trabekel zu einer zwischen den Nasensäcken als Septum eingekeilten Internasalplatte von beiden Seiten zusammen und von hier aus wachsen lateralwärts gegen das Cavum nasale zu Fortsätze aus, welche einen Theil des Nasenbodens bilden, während im Nasendach sich ein eigener Knorpel entwickelt. Die Internasalplatte kann sich in dorso-ventraler Richtung verdicken, so dass die Schädelhöhle nach vorne durch eine knorpelige, von den Riechnerven durchbohrte Lamina cribrosa abgeschlossen wird (Siren, Menopoma, Cryptobranchus, Salamandra, Amblystoma). In anderen Fällen wird der vordere Abschluss durch eine fibröse Haut (die meisten Salamandrinen) oder durch besondere Modificationen der Stirnbeine zu Stande gebracht (Salamandrina persp., Menobranchus, Proteus, Amphiuma) (Wiedersheim).

Wir sehen also, dass das Primordialcranium in seiner mittleren (orbitalen) Partie ventral- und dorsalwärts eine grosse Fontanelle besitzt, welche unten vom Parasphenoid (Fig. 91, 93, *Ps*), dem Vomer (*Vo*) und dem Palatinum (*Pl*), oben von den beiden Frontalia und Parietalia (Fig. 92, *F, P*) ausgefüllt wird.

Die beiden letzteren können sehr rudimentär bleiben, so dass zeitlebens auf der Schädeloberfläche eine häutige Fontanelle existirt (Batra-





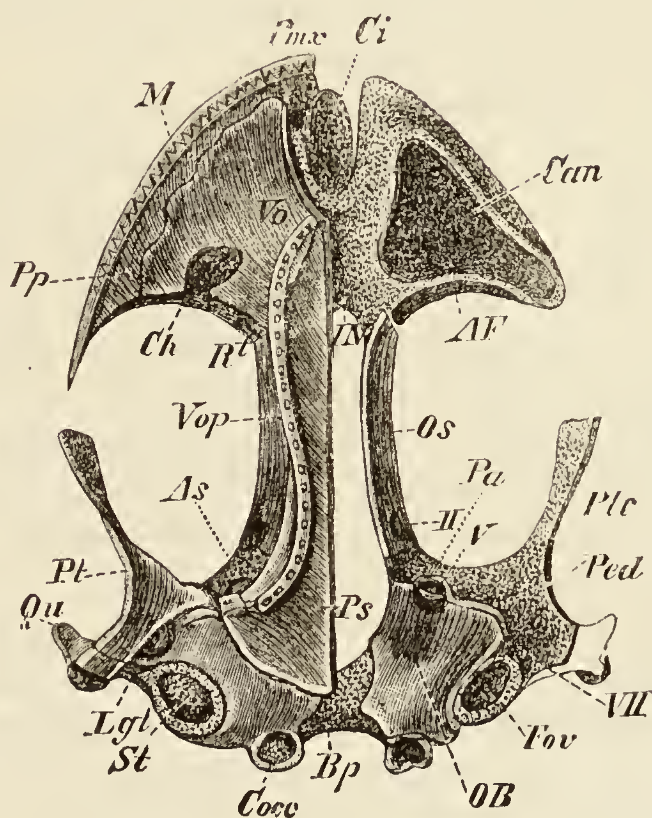


Fig. 91. Schädel eines j u n g e n A x o o t l s (Ventralansicht).
Fig 92. Schädel von S a l a m a n d r a a t r a (Erwachsenes Thier, Dorsalansicht).
Fig. 93. Schädel von S a l a m a n d r a a t r a (Erwachsenes Thier, Ventralansicht).
Tr Trabekel, *OB* Ohrblasen, *Fov* Fenestra ovalis, welche auf der einen Seite vom Stapes (*St*) verschlossen dargestellt ist, *Lgt* Bandapparat zwischen letzterem und dem Suspensorium des Unterkiefers, *Cocc* Condyli occipitales, *Bp* knorpelige Basilarplatte zwischen den beiden Ohrblasen, *Osp* dorsale Spange des Occipitalknorpels, *IN* Internasalplatte, welche seitlich zu den die Choane begrenzenden Fortsätzen (*TF* und *AF*) auswächst, *NK* Nasenkapsel, *Can* Cavum nasale, *Na* äussere Nasenöffnung, *Fl* Durchtrittsöffnung für den Riechnerven, *Z* Zungenartiger Knorpelauswuchs der Internasalplatte, welcher als Dach für das Cavum internasale fungirt (Fig. 92). *Qu* Quadratum, *Ptc* knorpeliges Pterygoid, *Pot* Processus oticus-, *Ped* Pediculus-, *Pa* Proc. ascendens des Quadratum. *Ps* Parasphenoid, *Pt* knöchernes Pterygoid, *Vo* Vomer, *Pl* Palatinum, *Pp* Gaumenfortsatz des Oberkiefers, *Vop* Vomeropalatinum, *Pmx* Praemaxillare, *M* Maxillare, *Os* Orbito- und *As* Alisphenoid, *N* Nasale, *Pf* Praefrontale. bei *D* vom Thränen-Nasengang durchbohrt, *F*, *P* Frontale und Parietale, *Squ* Squamosum, *II* Opticus-, *V* Trigeminus-, *VII* Facialis-Loch, *Rt* Eintrittsstelle des Ramus nasalis Trigemini in die Nasenkapsel.

choseps). In andern Fällen hingegen können sie so stattlich entwickelt sein, dass sie noch seitwärts schirmdachähnlich über die Orbita vorspringen und sich durch senkrechte Fortsätze auch noch am Aufbau der seitlichen Schädelwand betheiligen (Salamandrina persp., Tritonen u. a.).

Vorne auf dem Dach der Nasenkapseln entstehen die Nasalia (*N*) und nach hinten und aussen davon die vom Thränen-Nasengang durchbohrten Praefrontalia (Fig. 92, *Pf*). Letztere können (Ranodon und Ellipsoglossa) jederseits auch doppelt vorhanden sein und in diesem Fall ist dann das vordere von jenem Kanal durchsetzt. Bei den höheren Urodelen, wie z. B. bei den Tritonen, kann sich das Praefrontale durch einen gegen die Orbita hinab gerichteten Fortsatz an der hinteren Begrenzung der Nasenhöhle betheiligen und vertritt hier zugleich das Lacrimale. Vorne und seitlich ist die Regio nasalis umrahmt von den Praemaxillaria und Maxillaria (*Pmx* und *M*). Doch können sich diese Knochen durch Bildung von Gaumenfortsätzen auch am Boden der Nasenhöhle betheiligen (Fig. 93, *Pp*, bei Tritonen, Salamandra persp., Desmognathus am stärksten ausgeprägt), andrerseits vervollständigen sie auch das Dach und die Seitenwände der Nasenkapseln. Der Zwischenkiefer legt sich stets paarig an und bleibt auch häufig so bestehen oder fliessen beide Hälften, wie z. B. bei Batrachoseps, Desmognathus und Tritonen, zu einem unpaaren Knochen zusammen.

Zwischen beiden Nasenhälften, im eigentlichen Septum, existirt bei allen Salamandrinen ohne Ausnahme eine von einer Schleimdrüse erfüllte Höhle (Cavum internasale resp. intermaxillare) von grösserer oder geringerer Ausdehnung. Bei den niederen Formen ist sie allseitig nur von Knorpel oder Bindegewebe begrenzt, bei den höheren aber wird sie von knöchernen Wänden umschlossen, welche vornehmlich durch die Praemaxillaria, den Vomer und die Frontalia gebildet werden (Fig. 93, *Ci*) (vergl. die Drüsen der Mundhöhle).

Der Boden der Regio nasalis wird in der Mittellinie vom vorderen Schnabel des Parasphenoids (*Ps*) und seitlich von den breit auswachsenden Vomerplatten (*Vo*) gebildet. Letztere umschliessen mehr oder weniger vollständig die hinteren Nasenlöcher (Choanen, Fig. 93, *Ch*) und fliessen bei Salamandrinen mit den Palatina nach hinten zu langen, zahntragenden Spangen zusammen, die entweder eine quere (Amblystoma, Ranodon) oder schiefe (Batrachoseps, Desmognathus, Ellipsoglossa) oder endlich eine der Längsaxe des Schädels entsprechende gerade oder auch geschlängelte Richtung haben können (Salamandra, Triton). Im letzteren Fall (Fig. 93, *Vop*) sind sie mit der Unterfläche des Parasphenoids enge verlöthet und reichen bis in die Gegend der Ohrkapsel nach rückwärts.

Die Palatina, welche bei sämmtlichen Urodelen als kleine Plättchen unmittelbar hinter dem Vomer entstehen, wachsen später, den Boden der Orbita stützend, nach hinten und aussen zu einer langen und dünnen Lamelle aus, die sich mit dem unteren Ende des Quadratums in Verbindung setzt resp. dasselbe ventral einscheidet und die mit der prootischen Gegend articuliren kann. Diese Lamelle, das knöcherne Pterygoid der Autoren, kann so breit werden, dass sie fast den ganzen Boden der Augenhöhle bildet (Menopoma, Cryptobranchus), oder ist sie gar nicht entwickelt (Siren, Spelerpes, Batrachoseps, Desmognathus). Von ihrem Vorderende gliedert sich

das zahntragende Palatinum ab (Fig. 91, *Pt* und *Pl*) (Salamandrinen) oder bleibt es zeitlebens damit verbunden (Menobranchus Proteus) (Fig. 95).

Ausser dem Vomer und Palatinum trägt auch noch das Praemaxillare und Maxillare, sowie das Spleniale und Dentale Zähne; bei der Gattung Spelerpes findet man eine Menge Zähne bürstenartig auf dem Parasphenoid angeordnet und in ganz ähnlicher Weise begegnen wir ihnen auch auf dem Vomer von Siren lacertina. Beides ist als ein altes Erbstück von den Fischen her aufzufassen[1]). Die Vorderenden beider Unterkieferhälften sind durch Bindegewebe miteinander vereinigt.

Bei Plethodon glutinosus findet sich im Cavum nasale die erste Spur einer knorpeligen, muschelartigen Einragung, die uns beim Geruchsorgan näher beschäftigen soll.

Die Regio petroso-occipitalis stellt bei erwachsenen Salamandrinen eine fast ganz homogene, durch die vorspringenden, halbcirkelförmigen Kanäle charakterisirte Knochenmasse dar, die sich aber beim Studium der Entwicklungsgeschichte als von mehreren Centren ausgehend erweist. So entsteht im Bereich der Occipitalcondylen rings um das Vagusloch ein Occipitale laterale, doch kommt es nicht zur Vereinigung von beiden Seiten, sondern stets bleibt sowohl dorsal als ventral in der Mittellinie ein grösserer oder kleinerer Abschnitt des primordialen Knorpels unverknöchert (Fig. 92, 93, *Osp, Bp*). Das bei Fischen beobachtete Supra- und Basi-Occipitale, sowie das Occipitale externum (Epioticum) kommt bei Salamandrinen nicht zur Entwicklung. In der Ohrgegend dagegen tritt ein stattliches Prooticum, sowie ein hinteres Stück auf, das einem Opisthoticum und Pteroticum entspricht. Bei Ichthyoden legt sich auch noch ein Epioticum an. Diese einzelnen Knochen bleiben bei Ichthyoden, Derotremen und einigen Salamandern das ganze Leben durch grössere oder kleinere Knorpelcommissuren getrennt, bewahren also ein embryonales Verhalten.

Sehr wichtig ist das Auftreten einer grossen Oeffnung unten und aussen an der Capsula auditiva aller Urodelen. Es ist dies die zur Anatomie des Gehörorgans in wichtiger Beziehung stehende **Fenestra ovalis,** die anfangs nur von einer Membran, später aber von einer knorpeligen oder knöchernen Platte, dem sog. **Stapes**, verschlossen wird (Fig. 91, 93, 95 *Fov, St*). Der Stapes entsteht dadurch, dass sich von der vorderen Circumferenz des ovalen Lochs eine Art Knorpelfalte über letzteres herüberlegt, die sich dann von ihrem Mutterboden abschnürt und auf ihrer Oberfläche einen knorpeligen oder knöchernen Stiel (Columella) entwickelt, welcher sich entweder direct oder mittelst eines Ligamentes am Suspensorium befestigt (Fig 93 *Lgt*). Wie die Columella morphologisch zu beurtheilen ist, namentlich ob sie vom zweiten Kiemenbogen herrührt und einem Hyomandibulare entspricht, erscheint noch nicht ganz sicher ausgemacht.

In der Trabekularspange kommt es zu Verknöcherungen und zwar zuerst vorne oder in der Circumferenz des Opticusloches (Orbito-Sphenoid, Fig 92, 93 *Os*). Der hintere vor der Gehörkapsel liegende Ab-

---

1) Von hohem Interesse ist der Schädel des der Kohlenformation angehörenden Melanerpeton spiniceps, bei welchem noch alle die die Mundhöhle begrenzenden Knochen bezahnt sind (Credner).

Abschnitt bleibt häufig knorpelig (Salamandra, Spelerpes u. v. a.) oder kann er vom Prooticum aus verknöchern (Alisphenoid, Tritonen).

Was den **Suspensorialapparat** der Urodelen betrifft, so ist er wesentlich einfacher als bei Fischen. Ein Hyomandibulare scheint sich gar nicht mehr zu entwickeln und das Quadratum fungirt allein als Träger des Unterkiefers (Fig. 91—93, *Qu*). Es ist dies eine kleine auf die bekannte Weise entstehende Knorpelsäule, welche sich mittelst dreier Fortsätze erst secundär mit dem Schädel verbindet. Der eine (Processus ascendens, *Pa*) verwächst mit dem Hinterende der Trabekel zu einer Masse und kann das Trigeminusloch in zwei Oeffnungen spalten. Der zweite, der eigentliche Stiel oder Pediculus (*Ped*), verwächst meistens mit der Basis der Hörkapsel und der dritte endlich, der Processus oticus (*Pot*), geht mit der äusseren und seitlichen Fläche der Capsula auditiva eine Gelenkverbindung ein (Ph. Stöhr). Bei der Larve passt das knopfartige Unterende des Quadratums in eine entsprechende Pfanne am Unterende des Meckelschen Knorpels, formirt also ein Fisch- oder Dipnoër-Gelenk, später aber wird das Verhältniss gerade umgekehrt, d. h. das gehöhlte, und jetzt zum grossen Theil verknöcherte Quadratum nimmt einen Höcker des Mekel'schen Knorpels in sich auf. Die Richtung des Quadratums geht bei der Larve anfangs schief nach vorne und abwärts, also mit der Längsaxe des Schädels fast parallel, ein Verhalten, das bei Ichtyoden persistirt. Schon bei Derotremen (Menopoma, Cryptobranchus) und noch mehr bei manchen Salamandrinen, wie z. B. bei Ranodon, richtet es sich nach aussen und etwas nach hinten, wodurch eine grössere Weite der Mundspalte erzielt wird.

Auf der Aussenseite des Quadratums (in seinem Perichondrium) entsteht ein neuer Knochen, das Squamosum (Fig. 92, *Sq*), das gewöhnlich nur eine dünne, spiessartige Lamelle darstellt, in andern Fällen aber an seinem proximalen Ende zwei Fortsätze entwickeln kann, einen hinteren und einen vorderen. Der erstere davon verbindet sich mit einem entsprechenden Fortsatz des Frontale zu einer Art Fronto-temporal-Spange (viele Tritonen, Salamandrina persp.).

Erst ziemlich spät, nachdem die knöcherne Pterygoidspange sich schon gebildet hat, wächst aus der vorderen Circumferenz des Quadratknorpels ein Processus pterygoideus heraus. Er wendet sich am Boden der Orbita anfangs nach vorn und einwärts und erst später nach auswärts gegen die hintere Spitze des Oberkiefers (Fig. 91—93, *Ptc*). Dabei liegt er dorsalwärts von dem knöchernen Pterygoid in einer Rinne desselben oder auch vollständiger von ihm umwachsen (Menopoma). Siren lacertina fehlt mit dem knöchernen Pterygoid auch ein knorpeliges und auch bei den übrigen Ichthoyden, welche ein knöchernes Pterygoid besitzen, scheint ein knorpeliges nicht zur Entwickelung zu kommen. In Berücksichtigung des ontogenetisch relativ spät auftretenden, knorpeligen Pterygoids ist man zu der Annahme berechtigt, dasselbe für eine von den Urodelen neu erworbene Bildung zu halten, die mit dem Palatoquadratbogen der Fische nichts zu schaffen hat. In dem fast vollständigen Schwund des letzteren liegt einer der Hauptdifferenzpunkte zwischen dem Fisch- und Urodelenschädel (W. K. Parker).

Das **Visceralskelet** (Fig. 94) ist bei den Urodelen im Allgemeinen sehr einfach gestaltet, unterliegt aber, abgesehen von der Mandibularspange, ausserordentlich vielen Variationen, die sich zum grossen Theil mit der Art der Nahrungsaufnahme in Verbindung bringen lassen.

Der Hyoidbogen, welcher in grösserer oder geringerer Ausdehnung verknöchern kann, entwickelt zuweilen an seinem distalen Ende ein Hypohyale. Sein proximales Ende ist mit demjenigen der Mandibel und hie und da auch an der hinteren Circumferenz des Suspensoriums mit dem Stapes verbunden. Ein Spritzloch legt sich bei Urodelen nicht mehr an. Interessant ist eine an der hinteren Circumferenz des Hyoidbogens von Urodelenlarven auftretende Hautfalte, die sich nach Art eines Operculums über die Kiemenöffnung nach hinten wegschiebt. Hinter dem Hyoid liegen hier vier eigentliche Branchialbogen, die auf ihrer medialen Circumferenz, ähnlich wie wir dies bei Fischen bemerkt haben, zahnartige Knorpelprominenzen tragen. Der

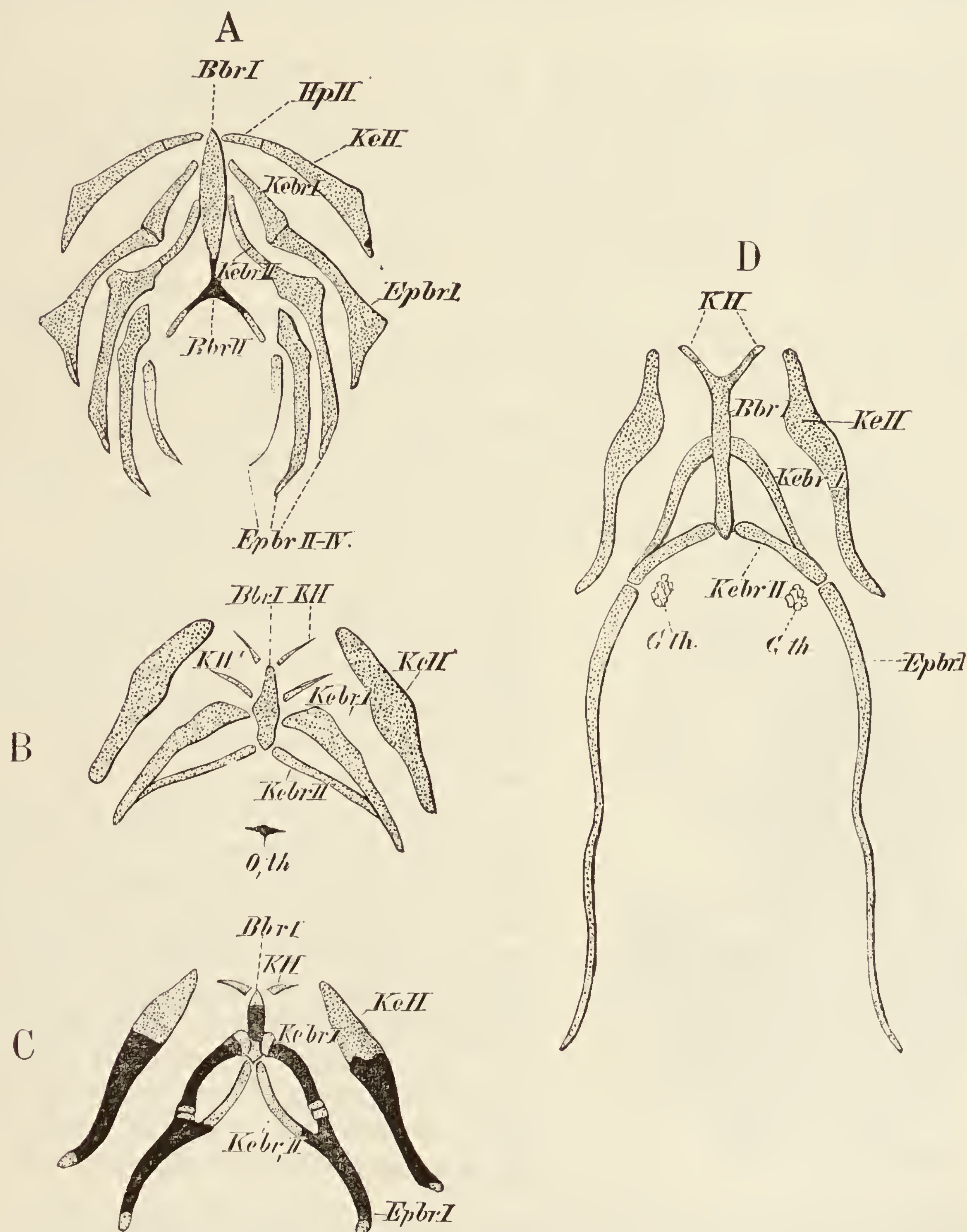


Fig. 94. Zungenbein-Kiemenbogen-Apparat von Urodelen.
A Axolotl (Siredon pisciformis). B Salamandra maculata. C Triton cristatus. D Spelerpes fuscus.
Bbr I, II Erstes und zweites Basibranchiale, *KeII* Keratohyale, *HpII* Hypohyale, *Kebr I, II* Erstes und zweites Keratobranchiale, *Epbr I—IV* Erstes bis viertes Epibranchiale, *KH*, *KH¹* Vorderes und hinteres Paar der kleinen Zungenbeinhörner, *O,th* Os thyreoideum, *G,th* Glandula thyreoidea.

hinterste trägt keine Kiemen mehr und zeigt sich, wie auch schon der vorletzte, durchaus rudimentär. Er ist nur eingliederig und entspricht einem Epibranchiale. Am ersten und zweiten Kiemenbogen kann man im Larvenstadium deutlich noch ein Kerato-branchiale unterscheiden; nur diese zwei, sowie die Hypohyalia verbinden sich mit einem der beiden in der ventralen Mittellinie entwickelten Copularia. Das hintere, welches gabelig gespalten ist und nie Kiemenbogen trägt, rückt später nach hinten und tritt zum Larynx in Beziehung (Os thyreoideum). Im Laufe der Entwicklung gehen mit dem Branchialapparat grosse Veränderungen vor, die zwei hintersten Bogen schwinden ganz, während die vorderen nach Lage und Form Veränderungen eingehen und mehr oder weniger verknöchern können (Salamandrinen).

Bei Spelerpes (Fig. 94 **D**) kann das erste Epibranchiale (*Epbr I*) in einen sehr langen Knorpelfaden auslaufen, welcher die seitliche Halsgegend umgreift und sich noch weit unter die Haut des Rückens erstrekt. Er steht unter der Herrschaft einer sehr starken Musculatur, mittelst deren die Zunge dieses Thieres, ähnlich wie bei Chamaeleonten, weit aus dem Munde hervorgeschleudert werden kann (Wiedersheim).

Obgleich ich schon in der obigen Darstellung häufig auf den Schädel der **Ichthyoden** zu sprechen gekommen bin, so möchte ich doch folgende Punkte, durch die er sich dem Kopfskelet der Salamandrinen scharf gegenüberstellt, noch hervorheben. Die Trabekel erhalten sich zeitlebens bei Menobranchus in voller Ausdehnung in Form von zwei dünnen Knorpelstäben unverknöchert. Hinten bleiben sie verbunden, so dass die Chorda gar nicht von Knorpel umwachsen wird. Nur an ihrer ventralen Seite, an der unteren Circumferenz des Foramen magnum, findet sich eine schmale, die beiden Ohrblasen verbindende Knorpelcommissur als spärliche Andeutung der Parachordalelemente. Vorne fliessen sie erst fast unmittelbar hinter der Schnauzenspitze zu einer horizontalen, ringförmig durchbrochenen Internasalplatte zusammen (Fig. 95, *IN*).

Die Riechorgane liegen, und dies gilt in gleicher Weise auch für Siren und Proteus, unmittelbar unter der äusseren Haut und sind durch langgestreckte, wurstförmig gekrümmte Blasen repräsentirt, deren Wände sich aus einem zierlichen Knorpelgitter aufbauen. Die Stirnbeine schicken, worauf ich schon bei Protopterus vorübergehend aufmerksam gemacht habe, medianwärts von den Trabekularspangen senkrechte Fortsätze nach abwärts

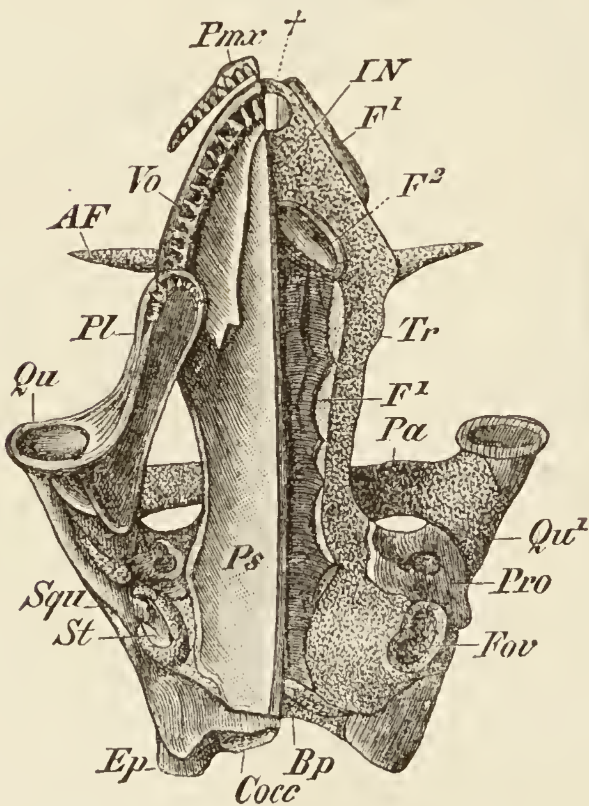


Fig 95. Schädel von Menobranchus lateralis, ventrale Ansicht. *Cocc* Condyli occipitales, *Bp* Basale (knorpelige) Occipitalspange. *Ep* Epioticum, *Ps* Parasphenoid, *Vo* Vomer, *Pmx* Praemaxillare, † Kreisrunder Ausschnitt im vordersten Ende der aus dem Zusammenfluss der Trabekel hervorgegangenen Internasalplatte, *IN* F^1, F^2 Absteigende Fortsätze des Os frontale, *Tr* Trabekel, *AF* Antorbitalfortsatz, *Pl* Palatinum, *Qu* Knöcherner, die Gelenkpfanne für den Unterkiefer bildender Theil des Quadratum, *Qu*¹ Knorpeliger Theil des Quadratum, *Pa* Processus ascendens desselben, *Pro* Prooticum, *Fov* Fenestra ovalis, auf der andern Seite des Schädels durch den Stapes *St* verschlossen, *Squ* Squamosum.

zum lateralen Rande des Parasphenoids und bilden so die knöchernen Seitenwände des Schädels. Ein Oberkiefer ist, wenn er überhaupt vorkommt, sehr rudimentär. Proteus stimmt mit Menobranchus fast vollständig überein und Siren, sowie die Derotremen (von diesen Menopoma wenigstens) lassen sich hinsichtlich ihres Schädelskeletes nach dem Bauplan der Salamandrinen beurtheilen.

Kein einziger Knochen im Urodelenschädel bildet sich endochondral, sondern alle entweder nur im Bindegewebe oder im Perichondrium. Die letztere Klasse von Knochen lässt sich wieder in zwei Rubriken bringen, je nachdem der Knochen dem Knorpel zeitlebens nur auflagert oder ihn, centralwärts wuchernd, allmählig zu theilweisem oder völligem Schwund bringt. Dahin gehören bei Urodelen die Exoccipitalia, die im Bereich der Ohrkapsel sich entwickelnden Knochen (Otica, Huxley), die Ali- und Orbito-sphenoide, resp. das durch deren Vorderenden gebildete Ethmoid (Lamina cribrosa).

In früheren Erdperioden zeigte sich der Schädel der geschwänzten Amphibien, wie z. B. derjenige der Labyrinthodonten und Ganocephalen, von einer viel grösseren Menge von festen und starken Knochenschildern überzogen und allgemein verbreitet war ein, vermuthlich zur Zirbel in Verbindung stehendes Loch in der Parietalnaht, ganz ähnlich, wie es unsere heutigen Lacertilier besitzen. Fig. 96. (Vergl. das Reptiliengehirn.)

In der Circumferenz der Orbita trifft man häufig einen knöchernen Scleralring, wie ihn auch Ichthyosaurus besass und wie er den heutigen Vögeln und einem Theil der Reptilien zukommt. Wenn man den an die Knochenganoiden erinnernden Reichthum von Kopfknochen der untergegangenen Amphibiengeschlechter, sowie ihre oft in's Ungeheuerliche gehenden Dimensionen (es kommen solche mit Schädeln von 3—4 Fuss Länge vor) erwägt, so sieht man sich gezwungen, wie wir dies auch von den heute lebenden Reptilien schon constatiren konnten, die heutigen Amphibien nur als schwache Ausläufer einer einst viel reicher entwickelten Thiergruppe aufzufassen. Spärliche Nachkommen jener Formen aus der Kohle sind uns wahrscheinlich noch in der Abtheilung der Gymnophionen erhalten.

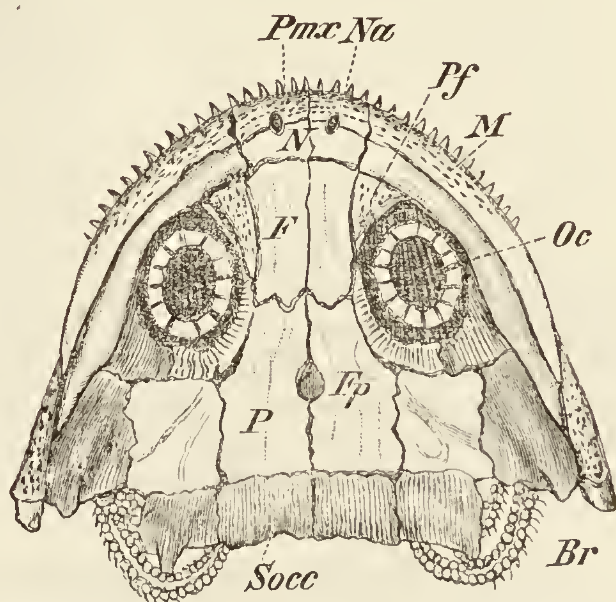


Fig. 96. Restaurirter Stegosaurierschädel aus der böhmischen Gaskohle nach Fritsch *Pmx* Praemaxilla, *M* Maxilla. *N* Nasale, *Na* Nasenloch, *F* Frontale, *Pf* Praefrontale, *P* Parietale, *Fp* Foramen parietale, *Socc* Supraoccipitale, *Br* Kiemenapparat, *Oc* knöcherner Scleralring.

GYMNOPHIONEN.

Ihr starker, rings von festen Knochen eingeschienter und dadurch zum Graben und Wühlen tauglicher Schädel zeigt manche Anklänge an jene ausgestorbenen Amphibiengeschlechter, in seinem Grundplan aber weicht er nicht viel von demjenigen der Urodelen ab und lässt sich wohl als aus einem solchen (wahrscheinlich von einem Amphiuma-artigen

Thier) hervorgegangen auffassen. Sehr wichtig für das Verständniss desselben und gewissermassen als Schlüssel dienend, ist das Kopfskelet von Siphonops indistinctus, bei welchem die Knochen noch nicht zu einer so engen Vereinigung gekommen sind, wie bei den übrigen Gymnophionen (Wiedersheim).

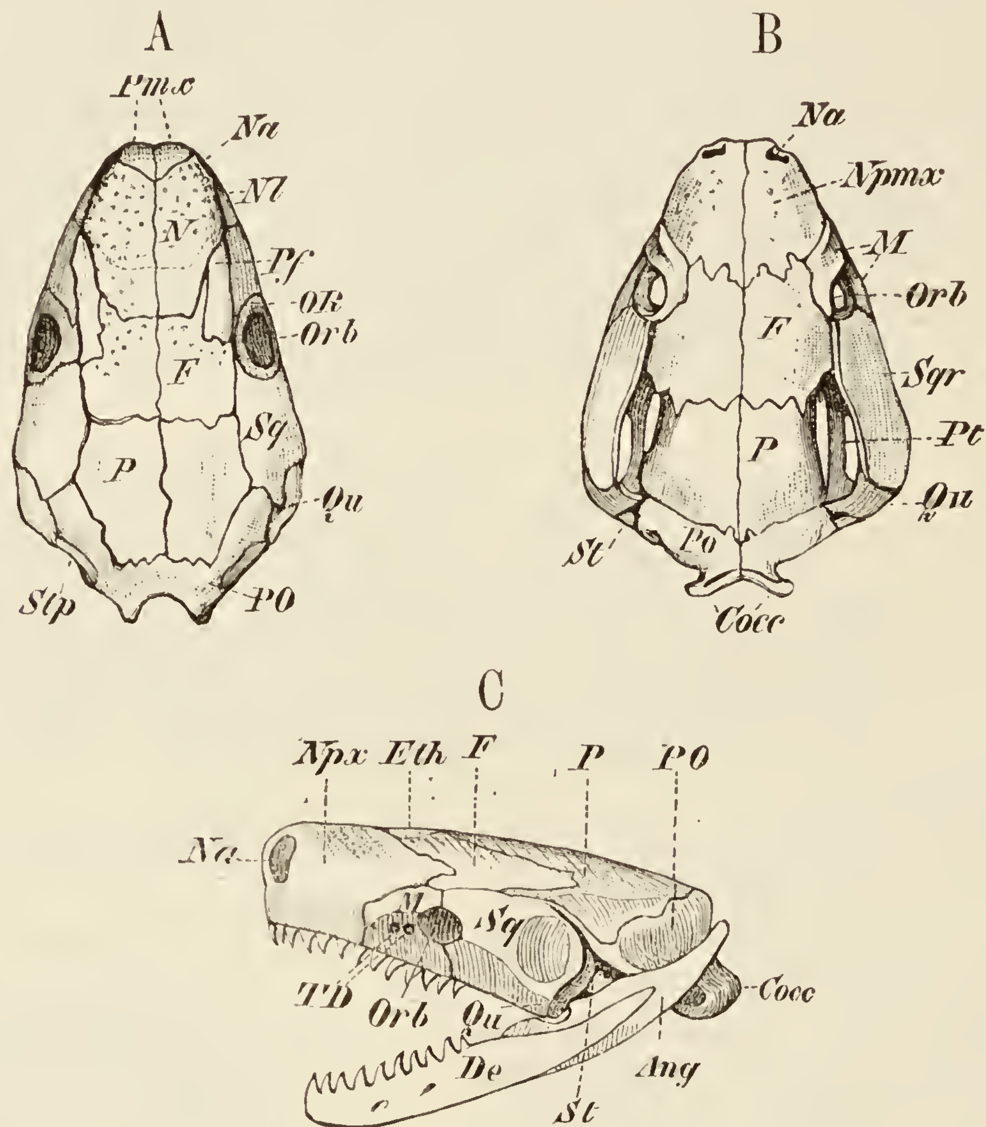


Fig. 97. Kopfskelet von Gymnophionen A von Epicrium glutinosum. B von Siphonops indistinctus, beide von der Dorsalseite, C von Siphonops annulatus, seitliche Ansicht. *Pmx* Praemaxillare, *Nl* Nasale laterale, *Na* Apertura nasalis externa, *Npx*, *Npmx* Naso-praemaxillare, *N* Nasale, *Eth* Ethmoid, *F* Frontale, *Pf* Praefrontale, *P* Parietale, *PO* Petroso-occipitale, *Cocc* Condyli occipitales, *Sq*, *Sqr* Squamosum, *Qu* Quadratum, *M* Maxillare mit den zwei Ausführungsgängen der Tentakeldrüse (*TD*), *Pt* Pterygoid, *St*, *Stp* Stapes, *Or* Knöcherner Orbitalring, *Orb* Orbita, *Ang* Angulare, *De* Dentale.

Das Chondrocranium geht bei allen Schleichenlurchen im erwachsenen Zustande so gut wie ganz verloren und höchstens erhalten sich einige schwache Spuren davon in der Nase und in der Alisphenoidgegend.

Sehr complicirt ist das Cavum nasale, das ähnlich wie bei Anuren durch eine Art Gürtelbein vom Cavum cranii abgeschlossen wird und das, wie jene, ein unpaares Septum besitzt. Ich werde bei der Lehre vom Geruchsorgan ausführlich noch einmal darauf zurückkommen.

Die Orbita ist gewöhnlich bis auf eine geringe Oeffnung von Knochen überwachsen, so dass für das rudimentäre Auge oft nur eine nadelstichgrosse Oeffnung übrig bleibt (Coecilia). Bei der Gattung Epicrium, wo die Orbitalöffnung grösser ist, wird sie, wie bei Teleostiern oder fossilen Amphibien, von einem knöchernen Ring umgeben. Nach vorne und abwärts vom Orbitalloch liegt eine zweite Oeffnung, auf deren Bedeutung ich aber erst in dem Capitel über das

Geruchsorgan näher eingehen kann. Die Ohrkapsel stellt zusammen mit der Occipital-, Parasphenoid- und Trabecularregion eine homogene Knochenmasse dar, worin sich, ganz wie bei Urodelen, eine Fenestra ovalis und ein Stapes entwickelt.

Am Schädelgrund liegt ein starkes Parasphenoid oder handelt es sich vielleicht zugleich um ein aus Knorpel hervorgegangenes Basisphenoid im Sinn der Reptilien (?). Unterhalb desselben trifft man in der vordern Kopfgegend auf das reich bezahnte, zum Alveolarfortsatz des Maxillare und Praemaxillare concentrisch gelagerte Palatinum und den Vomer. Das mit dem Nasale häufig (Siphonops, Coecilia) verwachsene Praemaxillare, sowie das Maxillare erzeugt starke Gaumenfortsätze und letzteres ist mit dem Palatinum constant zu einer Masse verwachsen. Der Maxillar- sowie der Vomeropalatinbogen zeichnet sich durch ein überaus starkes Gebiss aus und dasselbe gilt auch für die Mandibularspange, welche jederzeit zwei Zahnreihen tragen kann, wovon die eine oben auf dem freien Kieferrand, die andere auf der ovalen Fläche des Knochens sitzt. Das Quadratum fliesst, mit Ausnahme von Epicrium, mit dem Pterygoid zu einer Masse zusammen und letzteres kommt, wie bei Urodelenlarven oder Ichthyoden, nach vorne und einwärts ziehend, in unmittelbare Berührung mit dem Palatinum. Mit der Maxilla ist das Palatinum durch ein sehr breites Iugale verbunden. Die Zahl und Anordnung der Knochen auf der Dorsalseite des Schädels entspricht im Wesentlichen derjenigen der übrigen Amphibien.

An der Mandibel, in welcher der Meckel'sche Knorpel als dünner Faden persistirt und welche sich mittelst eines Fisch- oder Dipnoërgelenkes mit dem Quadratum verbindet, entwickelt sich ein Dentale, ein Articulare und Angulare. Nach hinten vom Gelenk setzt sie sich noch in einen langen, schlanken Fortsatz fort, wodurch sie sich zu einem zweiarmigen Hebel gestaltet, wie er bei dem Unterkiefer keines andern recenten Amphibiums zu Tage tritt.

Der Visceralapparat ist sehr dürftig und ganz hyalin, er besteht jederzeit aus vier Halbbögen, wovon der erste (der Hyoidbogen) mit dem zweiten in der ventralen Mittellinie verwachsen ist, die beiden hinteren kleineren sind gegenseitig frei und der letzte umfasst den Larynx. Wie bei allen Amphibien, so geht auch bei Gymnophionen die Chorda intracraniell spurlos zu Grunde. Bei Larven von Epicrium ist ein fünfter Bogen, als Anhang des vierten, deutlich zu sehen (Sarasin).

ANUREN.

Der Schädel der Anuren besitzt auf den ersten Blick sehr viel Uebereinstimmendes mit dem der Urodelen; er hat jedoch eine wesentlich andere und viel complicirtere Entwicklung durchzumachen. Das anfangs freie obere Ende des Meckel'schen Knorpels, also das Suspensorium, verschmilzt nicht nur vor der prootischen Gegend mit den Trabekeln, sondern wie bei Petromyzonten auch vorne mit der Ethmoidgegend (vergl. Fig. 90, *Ig* und Fig. 98, *VS*), allwo dann an einem prominirenden Zapfen der anfangs noch ausserordentlich kurze Meckel'sche Knorpel articulirt (Fig. 98, *Qu*). Dadurch kommt es also zur Bildung eines subocularen Knorpelbogens, von dessen oberer Kante ein den Temporalmuskel von aussen deckender Processus temporalis emporwächst.

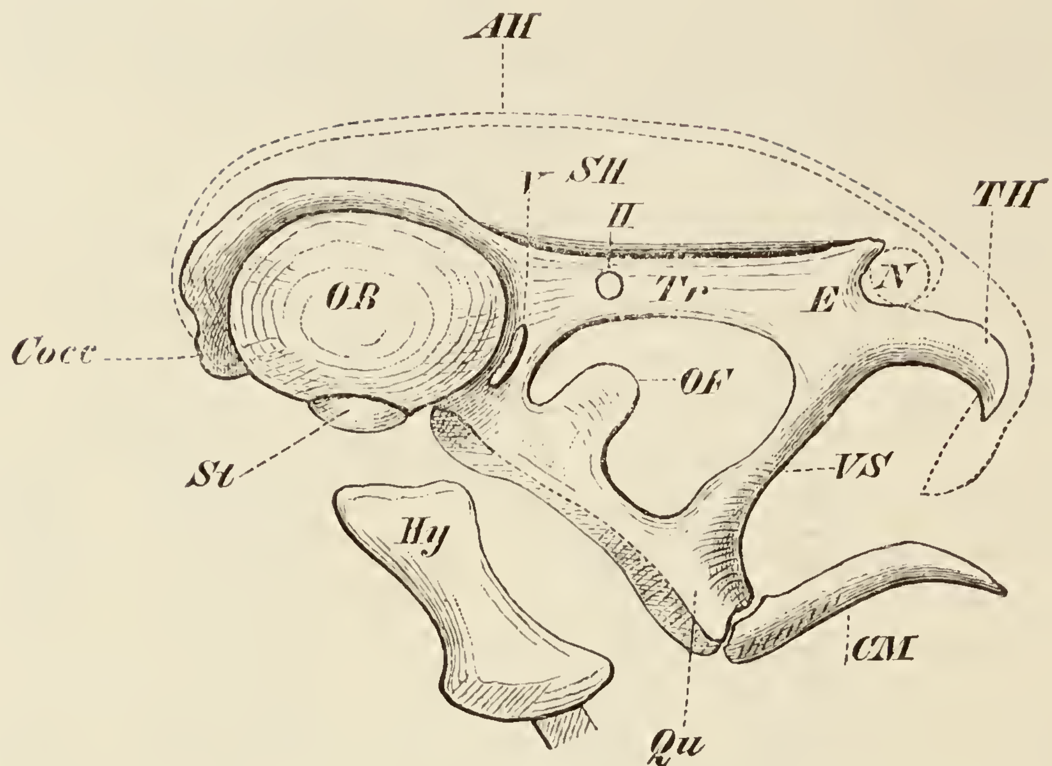


Fig. 98. Schädel einer Kaulquappe, deren Schwanz zu schrumpfen beginnt. Seitliche Ansicht, ohne die Kiemenbogen. Nach W. K. Parker. *Cocc* Condylus occipitalis, *OB* Ohrblase mit dem Stapes *St*, *Tr* Trabekel, *TH* Trabekelhorn, *E* Ethmoid, *VS* Verbindungsspange zwischen Ethmoid und Quadratum, *Qu* (Palatopterygoidstreifen) *OF* Orbitalfortsatz des subocularen Knorpelbogens. *II* Opticus, *V* Trigeminusloch, *SH* Schädelhöhle, *AH* äussere Haut, *N* Nasenkapsel, *CM* Cartilago Meckelii, *Hy* Hyoid.

Das Thier hat zu dieser Zeit noch einen von Labialknorpeln und Hornzähnen gestützten Saugmund und stimmt also auch bezüglich dieses Punktes mit Cyclostomen überein. Später kommen die vom Vorderende des Trabekels sich abschnürenden oberen Labialknorpel zwischen Nasenkapsel und Praemaxillare zu liegen, während die unteren, vom Ventralende der Cartilago Meckelii sich abschnürend, zu einem Mento-Meckel'schen Knochen, also zu einer Art Zwischenkiefer der Mandibula sich umbilden. (W. K. Parker.)

Indem nun das freie, anfangs noch lateral von der Nase gelegene Stück des Suspensoriums, das Quadratum, immer mehr nach aussen und hinten zurückweicht, wird die zwischen ihm und der Ethmoidgegend liegende Commissur immer länger und länger zu einer Pterygopalatinspange ausgezogen und diese tritt später, nachdem das Suspensorium an der hinteren Circumferenz der Orbita angelangt ist, an die Stelle des früheren Subocularbogens. Das Suspensorium strebt immer mehr einer Querstellung zu und währenddem geht sein Orbitalfortsatz einem allmähligen Schwund entgegen. Die Pterygopalatinspange ist nun zu einem dünnen, die Orbita von aussen umgürtenden Streifen geworden, in dessen vorderem Abschnitt, welcher wie ein Antorbitalfortsatz nach aussen vorspringt, sich das Os palatinum entwickelt, während in seinem hinteren Bereich das knöcherne Pterygoid entsteht (Fig. 100, *PP*, *Pt*). Es liegt darin ein grosser Unterschied zwischen dem Urodelen- und Anurenschädel und die Kluft wird noch durch folgende Punkte sehr vergrössert. Aus dem letzten Rest des oberen Endes der ersten Kiemenspalte, seitlich von der primitiven Ohrkapsel bildet sich bei Anuren zum ersten Mal unter allen recenten Wirbelthieren ein theils knöchernes, theils knorpelighäutiges **Cavum tympani**, welches durch ein im Niveau der äusseren Haut gelegenes **Trommelfell (Membrana tympani)** nach aussen abgeschlossen wird, während es nach innen durch die **Ohrtrompete (Tuba Eustachii)** mit der Mundhöhle communicirt. Im

Innern entsteht ein von der Fenestra ovalis bis zum Suspensorium und dem Trommelfell sich erstreckendes, aus Knorpel- und Knochensubstanz gebildetes Spangensystem, das man mit Columella bezeichnet. Die Membrana tympani wird rings durch einen knorpeligen, aus einem hinteren Fortsatz des Suspensoriums gebildeten Paukenring gestützt.

An der Stelle, wo die Trabekel zur Bildung einer Ethmoidplatte von beiden Seiten zusammenfliessen, entsteht eine Verknöcherung, welche auf das Dach, die Basis und die Seitenwände des Schädels übergreift. Daraus resultirt ein homogener Knochenbecher, der den vorderen Schädelabschluss zu Stande bringt und der, in der Medianebene durch eine senkrechte Lamelle in zwei Hälften getheilt, die Riechnerven durchpassiren lässt. Dieser Bildung, welche von Cuvier den Namen Gürtelbein (Os en ceinture) und von Parker den Namen Sphenethmoid erhalten hat, sind wir bei Gymnophionen schon einmal in ähnlicher Weise begegnet.

Mit Ausnahme einer kleinen paarigen Parietal- und einer unpaaren Frontalfontanelle legt sich der ganze Schädel der Anuren als eine continuirliche Knorpelkapsel an, an deren vorderem Umfang die Nasenkapseln fast ausschliesslich als Auswüchse der sog. Trabekularhörner entstehen (Born). Auf die ziemlich complicirten Details kann erst bei der Lehre vom Geruchsorgan eingegangen werden.

Der Hyoid- und Branchialapparat erfährt bei Anuren eine bedeutende Rückbildung und über das Verbleiben des Hyomandibulare lässt sich so wenig als bei Urodelen etwas Sicheres aussagen. Es ist übrigens nicht unmöglich, dass die Columella einem solchen entspricht. Während Vieles von dem Kiemenbogenapparat schwindet, fliessen die basalen Theile zu einer breiten, am Boden der Mundhöhle liegenden, knorpelig-knöchernen Platte zusammen. Die daran befindlichen Fortsätze entsprechen theils dem Hyoidbogen, dessen proximales Ende sich aussen an der Ohrkapsel befestigt, theils dem ersten bis vierten Kiemenbogen. Bezüglich der einzelnen Details verweise ich auf die Fig. 99.

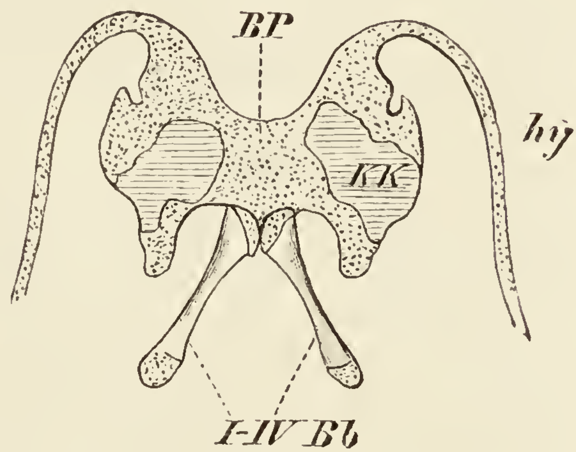


Fig. 99. Zungenbein-Kiemenbogen-Apparat von Bombinator igneus. *BP* Basalplatte mit Kalkknorpel *KK*, *hy* Hyoid, *I—IV Bb* Erster bis vierter Branchialbogen.

Die Knochen des ausgewachsenen Schädels sind nicht so zahlreich wie bei Urodelen; die Stirn- und Scheitelbeine fliessen jederseits zu einer einzigen Knochenplatte, einem Frontoparietale, zusammen und nach vorne davon liegt das Gürtelbein, ähnlich wie bei Gymnophionen, frei zu Tage.

Auf der Nase entwickeln sich die Nasalia und vorne und seitlich die Praemaxillaria und Maxillaria (Fig. 100, *Pmx*, *M*). Letztere dehnen sich viel weiter nach hinten aus, als bei Urodelen und sind durch ein Quadrato-jugale (*Qjg*) mit dem Suspensorium verbunden. Das auf diesem entstehende Squamosum ist wie bei manchen Molchen T-förmig. Hinten von der Ohrkapsel entsteht ein Exoccipitale (Os laterale), vorne ein Prooticum (Petrosum), basalwärts am Schädel liegt das dolchförmige Parasphenoid (Fig. 100, *Ps*), welches in der Alisphenoidgegend weit ausspringende, seitliche

Flügel aussendet, die die Ohrblasen von unten theilweise decken. Der Vomer (*Vo*) stellt eine kurze, den Choanen benachbarte, zahntragende Knochenspange dar.

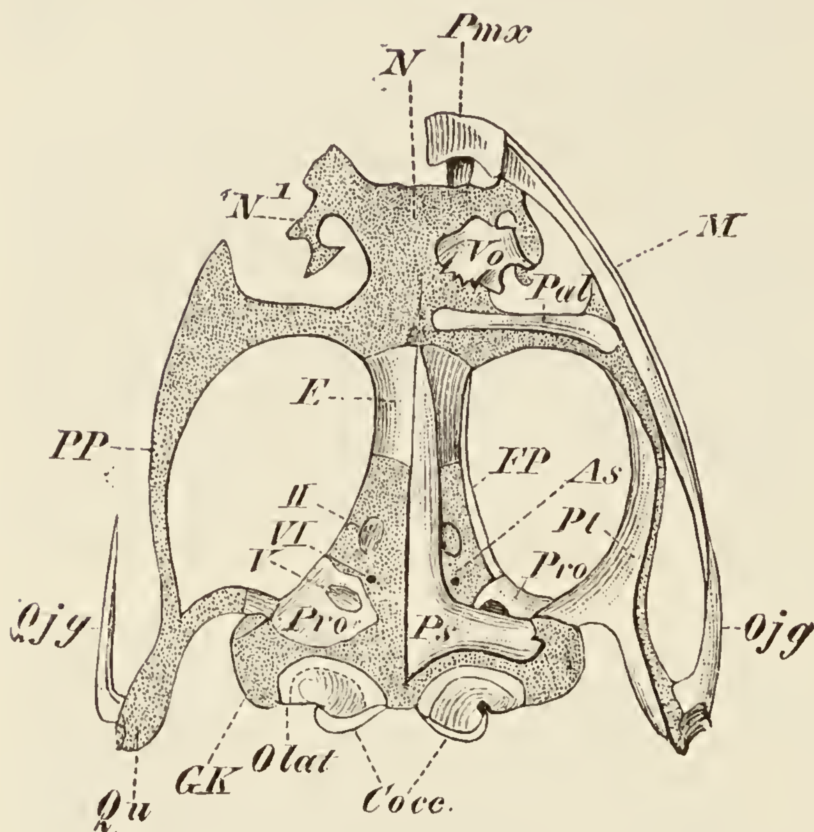


Fig. 100. Schädel von Rana esculenta, ventrale Ansicht. Zum grössten Theil nach Ecker. Auf der einen Seite sind die Deckknochen entfernt. *Cocc* Condyli occipitales, *Olat* Occipitale laterale, *GK* Gehörkapsel, *Qu* Quadratum, *Qjg* Quadrato-Iugale, *Pro* Prooticum, *Ps* Parasphenoid, *As* Alisphenoid, *Pt* knöchernes Pterygoid, *PP* Palato-Quadratum, *FP* Fronto-Parietale, *E* Ethmoid (Os en ceinture) *Pal* Palatinum, *Vo* Vomer, *M* Maxilla, *Pmx* Praemaxillare, *NN*[1] Knorpeliges Nasengerüst, *II*, *V*, *VI* Austrittsöffnung des N. opticus, Trigeminus und Abducens. Die unter dem Praemaxillare liegenden Schnauzenknorpel sind nicht eingezeichnet.

Von grossem Interesse ist der Schädel von Dactylethra und Pipa, dessen Kenntniss wir dem um die Anatomie des Schädels aller Wirbelthiere hochverdienten englischen Forscher W. K. Parker verdanken. Er ist ausserordentlich niedrig und weist in seiner Entwicklung auf Haie und Rochen zurück. Hornzähne existiren zu keiner Periode, dagegen sind bei Dactylethra in der Larvenperiode sehr lange, fadenförmige Tentakel an der Schnauzenspitze vorhanden, in die sich die Labialknorpel bis zur Spitze hinaus fortsetzen. Später bilden sie sich zurück. D. besitzt weder ein Palatinum noch ein Iugale und das Hinterende des Maxillare bleibt weit vom Quadratum entfernt. Bei Pipa bildet sich, abgesehen von der Regio naso-ethmoidalis der Primordialschädel fast ganz zurück und die knöchernen Theile schlagen weit vor. Dorsal liegt ein einziges unpaares Parieto-frontale; ein Vomer und sämmtliche Zähne fehlen. Aehnlich wie bei Protopterus und Menobranchus stösst das Parieto-frontale mit dem Parasphenoid seitlich zusammen.

In Erwägung der Hauptdifferenzpunkte zwischen dem Schädel der Anuren und dem der Urodelen kommt man zu dem Schluss, dass, wenn auch diese beiden Hauptgruppen der Amphibien ursprünglich auf eine gemeinsame Stammform zurückzuführen sind, diese doch in sehr weit zurückliegenden Erdepochen zu suchen ist und dass man von einer Ableitung der Anuren von heutigen Urodelen-Formen gänzlich absehen muss. Die Uebergangsformen mögen in ihrem äusseren Habitus dem triassischen Labyrinthodon Rütimeyeri ähnlich gewesen sein, der Schwanz muss allmählig verkümmert, aber noch nicht zu jenem Steissbein der heutigen Anuren reducirt gewesen sein, während die Hinterextremitäten sich noch zu keinen Sprungbeinen ausgebildet hatten (Wiedersheim).

Reptilien.

Während Bindeglieder zwischen dem Amphibien- und Reptilienschädel äusserst selten sind, existiren andrerseits, wie oben schon mehrfach erwähnt wurde, sehr nahe verwandtschaftliche Beziehungen zwischen Reptilien und Vögeln; ja letztere sind so nahe, dass

man den Schädel von beiden füglich zusammen besprechen könnte, und wenn ich dies nicht thue, so geschieht dies nur, weil ich glaube, dass in Anbetracht des grossen, sich auf einmal zusammendrängenden Materiales die Klarheit und Durchsichtigkeit der Darstellung darunter leiden könnte.

Ich stelle jetzt die, allen vier Haupttypen der Reptilien eigenthümlichen, Charaktere übersichtlich zusammen und glaube um so eher summarisch verfahren zu können, als sie unter sich sehr viel Uebereinstimmendes haben, so dass eine separate Behandlung der einzelnen Gruppen nur ermüden würde.

Der primordiale Knorpelschädel spielt nur eine untergeordnete Rolle, denn stets wird er, wenn auch da und dort (Chelonier) in embryonaler Zeit wohl entwickelt, später durch die überwiegenden Knochenmassen fast ganz zum Verschwinden gebracht. Knorpelige Theile erhalten sich als vorderste Ausstrahlungen der Trabekel (wozu sich noch Labialknorpel gesellen können) meist nur noch in der Naso-ethmoidalgegend, kurz das ganze Gefüge des Kopfskelets besitzt einen stark-knochigen, soliden, oft fast elfenbeinartigen Charakter.

Zu der Fenestra ovalis in der Gehörkapsel ist noch eine Fenestra rotunda getreten und in der Regel communicirt das Cavum tympani durch eine Eustachische Röhre mit der Rachenhöhle. Eine Ausnahme davon macht Hatteria, welcher demgemäss auch ein Cavum tympani fehlt. Die bei Anuren so reich differenzirten Gehörknöchelchen sind bei Reptilien (und Vögeln) nur durch einen einzigen schlanken, an beiden Enden plattenartig verbreiterten oder auch lateralwärts gabelig gespalteten Knochenstab, die Columella, repräsentirt, der aus dem obersten Ende des Hyoidbogens hervorgeht und so morphologisch mit einem Hyomandibulare parallelisirbar ist. Der Stapes differenzirt sich wie bei allen Thieren aus der Substanz des Petrosum. Der Suspensorialapparat besteht einzig und allein aus dem Quadratum, welches dem Schädel nur lose anliegen (Ophidier, Lacertilier) oder fest mit ihm verbunden sein kann (Hatteria, Chelonier, Chamaeleonten, Crocodilier).

Die Schädelhöhle erstreckt sich, allseitig von Knochen begrenzt, entweder (wie bei Selachiern, Ganoiden, Dipnoërn und Amphibien) bis nach vorne zur Ethmoidgegend (Ophidier, Amphisbaenen), oder ist sie, wie bei den meisten Teleostiern, schon vor der prootischen Gegend abgeschlossen, in welchem Fall dann ein interorbitales häutig-knorpeliges Septum besteht, in dessen oberer, dorsaler Partie nur noch die Riechnerven nach vorne verlaufen (Lacertilier, Chelonier, Crocodilier). Diese Differenz beruht wohl auf der verschiedenartigen Grössenentwicklung des Bulbus oculi.

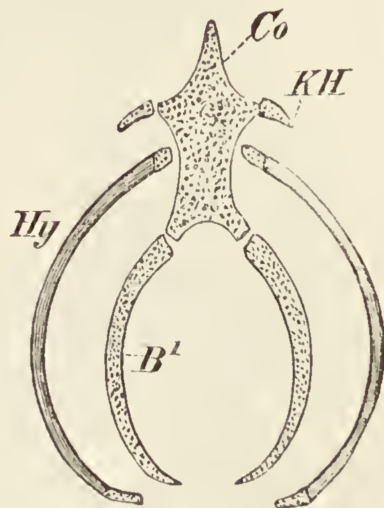


Fig. 101. Kiemenbogenapparat von Emys europaea. *Co* Copula, mit anhängenden kleinen Hörnern (*KH*), *Hy* Hyoid- und *B*¹ erster Kiemenbogen.

In der Nasenkapsel existiren knorpelige und knöcherne Muscheln und sie zerfällt oft, wie dies beim Geruchsorgan näher gezeigt werden wird, jederseits in mehrere Räume.

Der Branchialapparat geht bis auf minimale Spuren zurück, so dass z. B. bei Ophidiern nur noch die Hyoide übrig bleiben; bei Cheloniern (Fig. 101) persistirt auch noch eine Copula, sowie der erste Kiemenbogen (*Co*, *B*[1]).

Das bei Fischen und Amphibien eine so grosse Rolle spielende, die ganze Schädelbasis bildende Parasphenoid tritt von den Reptilien an immer mehr in den Hintergrund, wenn es auch entwicklungsgeschichtlich noch bis zu den Säugern hinauf nachgewiesen werden kann (W. K. Parker).

An seiner Stelle spielt nun eine in der knorpeligen Schädelbasis sich entwickelnde Reihe von Knochen, die man von hinten nach vorn als Basi-occipitale, Basi- und Praesphenoid unterscheiden kann, die Hauptrolle. Das Basisphenoid, welches zur Einlagerung der Hypophyse eine wohl entwickelte Grube (Sella turcica) besitzt und von zwei Punkten aus verknöchert, entwickelt bei Lacertiliern seitliche Flügel (Fig. 102, *AL*), welche sich mit den Pterygoiden (*Pt*) gelenkig verbinden. Das vorne von ihm in der Medianlinie liegende (inconstante) Praesphenoid stellt einen schlanken, hyalinen Dolch vor (*Psp*); rechts und links von ihm ist die Basis cranii von Haut abgeschlossen.

Das Basi-occipitale trägt einen unpaaren, genau genommen aber aus drei Theilen (Exoccipitalia) hervorgegangenen Gelenkkopf zur Verbindung mit der Wirbelsäule (Fig. 103, *Cocc*).

Ausser dem Basi-occipitale betheiligen sich noch an der Bildung des Hinterhauptsringes zwei Occipitalia lateralia und ein hie und da (Chamaeleo, Chelonier) mit einem dorsalen Kamm versehenes Supraoccipitale. Jene fliessen öfters mit einem Epioticum, dieses mit einem Opisthoticum zusammen, doch bleibt letzteres bei Cheloniern getrennt. An der vorderen Circumferenz der Ohrkapsel entwickelt sich wie bei Fischen und Amphibien ein Prooticum. Die Ali- und Orbito-sphenoide, welche als Trabekularverknöcherungen beim Aufbau der seitlichen Schädelwände bei Amphibien eine so hervorragende Rolle gespielt haben, treten bei Reptilien sehr in den Hintergrund und eines oder das andere kann auch ganz fehlen. Dies gilt vor allem für die mit einem interorbitalen Septum ausgestatteten Chelonier und Lacertilier, während sie bei den übrigen Reptilien, wenn auch in sehr rudimentärer Form, vorhanden sind (Fig. 106).

Bei den Schlangen treten senkrecht absteigende Fortsätze der Parietalia und Frontalia an ihre Stelle (Fig. 104, *F*, *P*) und diese fassen, mit ihren unteren Rändern median-

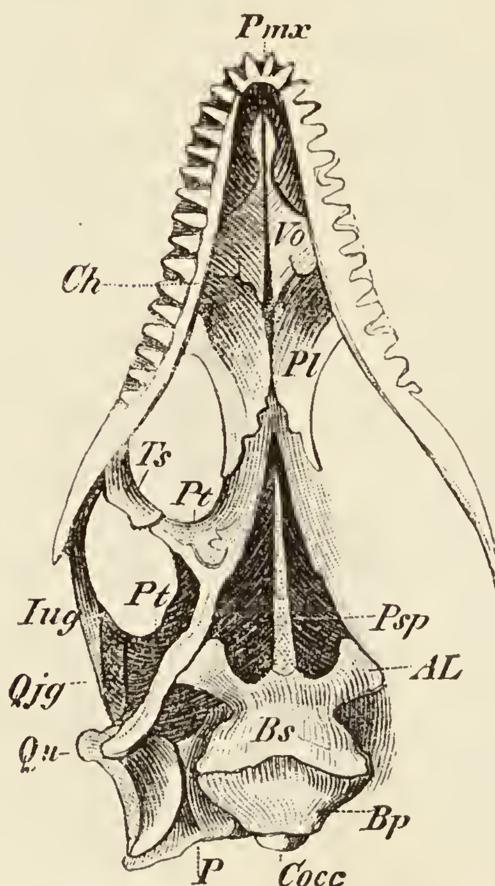


Fig. 102. Schädel von Lacerta agilis von der Ventralseite. *Cocc* Condyli occipitales, *Bp* Basi-occipitale, *Bs* Basi-sphenoid mit seinen Seitenflügeln (*AL*), *Psp* Praesphenoid, *Pl* Palatinum, *Vo* Vomer, *Pmx* Praemaxilla, an welche sich nach hinten der bezahnte Oberkiefer schliesst, *Ch* Choanen, *Pt* Pterygoid mit Zähnen, *Ts*, Os transversum, *Iug* Iugale, *Qjg* Quadratojugale, nach hinten davon liegt das Quadratum, *P* Parietale, von der Ventralseite gesehen.

Fig. 103.

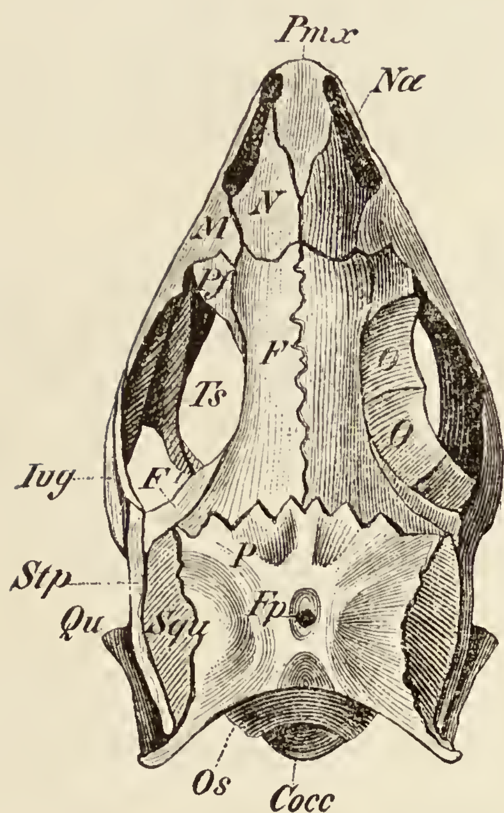


Fig. 104.

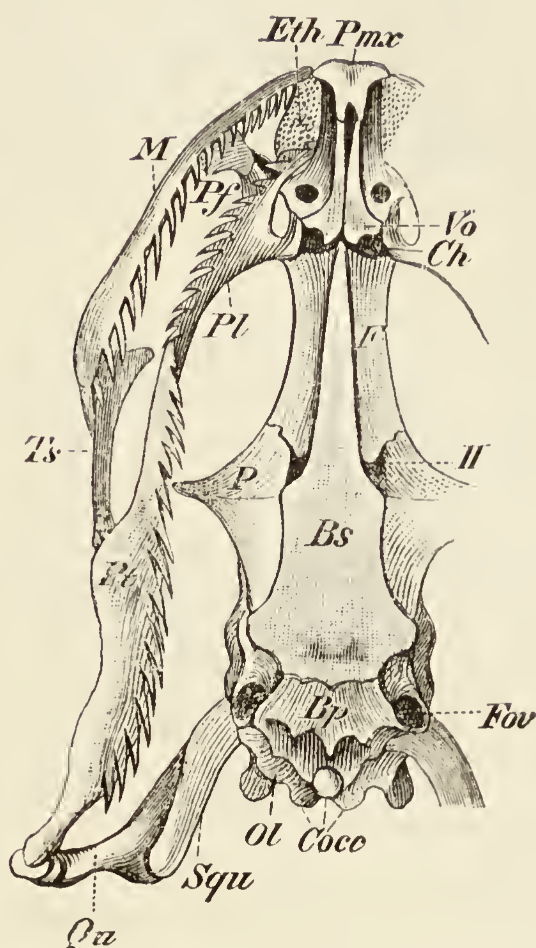


Fig. 105.

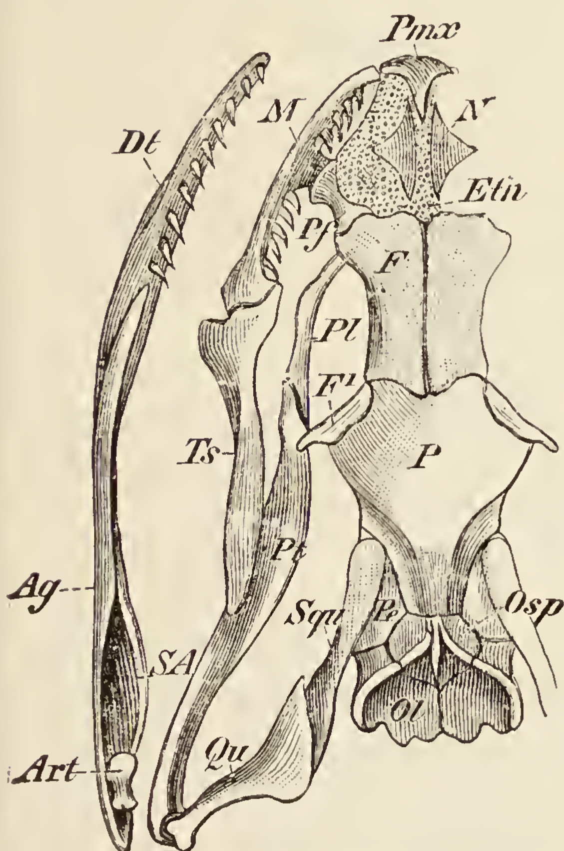


Fig. 106.

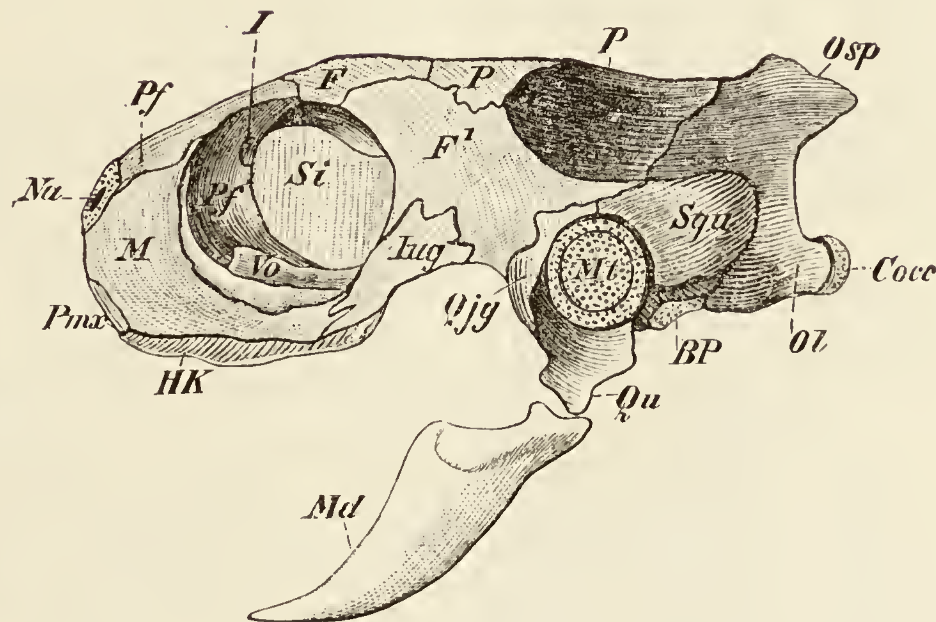


Fig. 103. Schädel von Lacerta agilis, Fig. 104, 105. Schädel von Tropidonotus natrix. *Cocc* Condylus occipitalis, *Os* und *Osp* Occipitale superius, *Ol* Occipitale laterale, *Fov* Foramen ovale, *Pe* Petrosum, *P* Parietale, *Fp* Foramen parietale, *F* Frontale, F^1 Postfrontale, *Pf* Praefrontale, *Eth* Ethmoid, *N* Nasale, *Pmx* Praemaxillare, *M* Maxillare, *O*, *O* knöcherner Orbitalring (nur auf einer Seite dargestellt), *Bp* Basi-occipitale, *Bs* Basisphenoid, *Ch* Choane, *Vo* Vomer, *Pl* Palatinum, *Pt* Pterygoid, *Ts* Os transversum, *Qu* Quadratum, *Squ* Squamosum, *Stp* Supratemporale, *Iug* Iugale, *Art* Articulare, *Ag* Angulare, *SA* Supraangulare, *Dt* Dentale, *II* Opticusloch.

Fig. 106. Schädel einer jungen Emys europaea. Seitliche Ansicht. *Cocc* Condylus occipitalis, *Ol* Occipitale laterale, *Osp* Occipitale superius, welches hier einen Kamm erzeugt, *P* Parietale, *F* Frontale, F^1 Postfrontale, *Pf* Praefrontale, welches sich stark am vorderen Abschluss der Augenhöhle betheiligt, *I* Eintrittsöffnung des N. olfactorius in die Nasenhöhle, *Si* Septum interorbitale, *Na* äussere Nasenöffnung, *M* Maxillare, *Pmx* Praemaxillare, *HK* Hornscheiden, *Vo* Vomer, *Iug* Iugale, *Qjg* Quadrato-jugale, *Qu* Quadratum, *Mt* Membrana tympani, *Squ* Squamosum, *Bp* Knorpelnaht zwischen Basi-occipitale und Basisphenoid, *Md* Mandibula.

wärts sich neigend, den schmalen Schnabel des Basisphenoids zwischen sich. Auswärts von ihnen liegen die bei Ophidiern in der Mittellinie nie zusammenstossenden und nie verknöchernden kleinen Trabeculae. Nach vorne gegen die Ethmoidalgegend erzeugt jedes Frontale dadurch, dass es auch rechts und links von der Mittellinie senkrechte Fortsätze abschickt, eine Knochenhülse für den durchtretenden Olfactorius, welche als Lamina cribrosa fungirt.

Die Parietalia sind bei erwachsenen Reptilien nur bei Schildkröten paarig und schicken hier, wie bei Ophidiern, senkrechte Fortsätze abwärts; bei allen übrigen Reptilien, gewisse Saurier, z. B. Geckotiden, ausgenommen, sind sie unpaar. Bemerkenswerth ist jene, zur Zirbel in Beziehung stehende Oeffnung auf der Oberfläche der Scheitelbeine bei Lacertiliern (Foramen parietale Fig. 103, *Fp*), welche wir auch schon bei fossilen Amphibien kennen gelernt und welche auch bei fossilen und recenten Sauriern zu bemerken ist.

Die Stirnbeine fungiren bei jenen Reptilien, welche ein Interorbitalseptum besitzen, nur als Orbitaldach und, wie früher schon angedeutet, als das dorsale Schlussstück des Olfactorius-Canales; an der Begrenzung der eigentlichen Schädelhöhle nehmen sie keinen Antheil. Bei manchen Lacertiliern und allen Crocodiliern sind sie ebenfalls unpaar und können auch mit den Scheitelbeinen beweglich verbunden sein (Ascalaboten). In weitester Verbreitung finden sich bei Reptilien zwei Hautknochen vorn und hinten vom Frontale, ein Prae- und Postfrontale (Fig. 103, 106, F^1, *Pf*). Sie begrenzen den Vorder-, beziehungsweise den Hinterrand der Orbita; bei Ophidiern (Fig. 104, 105 *Pf*) ist das Praefrontale wie ein Strebepfeiler gegen den Oberkiefer nach aussen und vorne geschoben. Den Lacertiliern eigenthümlich ist ein, uns schon von den fossilen Urodelen her bekannter, circumorbitaler Hautknochenring (Fig. 103, *O*, *O*).

Zwischen den Scheitelbeinen und dem Pterygoid spannt sich bei vielen Sauriern ein schlanker, senkrecht absteigender Knochenstab, die sog. Columella[1]) aus (Epipterygoid, W. K. Parker) und auch bei Cheloniern findet sich eine damit vergleichbare Bildung.

Die Naso-ethmoidalgegend, deren Knorpel bei Ophidiern (Fig. 104, 105, *Eth*) ventral- und dorsalwärts frei zu Tage liegt, wird auf ihrer Unterseite durch den paarigen (Ophidier und Echsen) oder unpaaren (Crocodilier und Chelonier), zahnlosen Vomer[2]) gedeckt, während dorsalwärts die Nasalia (*N*) auftreten. Sie fehlen den Schildkröten und können da, wo sie vorkommen, wie z. B. bei den Schlangen, durch Fortsätze am Aufbau des Septum nasale sich betheiligen.

Ein neuer, zum ersten Mal bei Reptilien im Bereich des Ethmoids auftretender Knochen ist das bei Echsen, wie bei Crocodiliern im vordern Augenwinkel auftretende **Lacrimale.** Vorn an der Schnauze findet sich ein paariges oder unpaares (Lacertilier, Chelonier) Praemaxillare (*Pmx*). Mit Ausnahme der meisten Ophidier und der Chelonier, wo es zugleich sehr rudimentär ist, ist es stets bezahnt; nach aussen und hinten davon schliesst sich das durch seine Grösse

---

1) Nicht zu verwechseln mit Columella auris.

2) Bei dem fossilen Pseudopus Fraasii aus Steinheim bei Ulm war auch der Vomer bezahnt (Hilgendorf).

imponirende, zahntragende Maxillare (*M*) an und dieses wird durch einen vom Pterygoid ausgehenden, zahnlosen Knochen wie durch einen Strebepfeiler gestützt. Dieser, das **Os transversum** (Fig. 103—105, *Ts*) tritt bei den Reptilien zum ersten Male auf und erlischt auch mit ihnen, so dass wir ihm bei keinem andern Wirbelthier, nicht einmal bei Vögeln, wieder begegnen.

Die Typhlopiden und auch die Chelonier besitzen kein Os transversum, wohl aber findet sich bei letzteren ein von der lateralen Seite des Pterygoids zur Maxilla sich erstreckender Fortsatz, der einem solchen als homolog betrachtet werden darf.

Eine merkwürdige Umwandlung erfährt der die grossen Giftzähne tragende Oberkiefer bei den Giftschlangen, z. B. bei den Crotalinen. Er erscheint hier kurz, gedrungen, hohl und steht einerseits mit dem Lacrimale, andrerseits mit dem sehr verlängerten Os transversum derart in Gelenkverbindung, dass er auf letzterem Knochen schlittenartig sich vor- und rückwärts bewegen und zugleich rotiren kann (Huxley).

Der Pterygo-palatinbogen ist bei sämmtlichen Reptilien gut entwickelt; während er aber bei Ophidiern und Lacertiliern mehr oder weniger weit von der Basis cranii abgerückt und beweglich ist, erscheint er bei Cheloniern und noch vielmehr bei Crocodiliern derart basalwärts an den Schädel gerückt, dass sich die Hälften beider Seiten ganz oder theilweise in der Mittellinie berühren. Daraus resultirt eine viel gesichertere Lage, womit auch die oben erwähnte Art und Weise der Befestigung des Quadratum am Schädel im Einklang steht.

Bei Ophidiern kommen die beiden Vorderenden der Pterygo-palatinspangen nicht mit einander in Berührung, indem sie sich an die Seitentheile der Nasenkapsel, oft in zwei Spangen gespalten, anlegen. Das Pterygoid, welches mit seinem Hinterende stets in Verbindung mit dem Quadratum steht, trägt bei Ophidiern und Lacertiliern Zähne; auch das Palatinum kann bezahnt sein (Ophidier). Eine ganz besondere Beachtung verdient das Quadratum der Schlangen. Dasselbe liegt nämlich nicht direct am Schädel, sondern am distalen Ende eines langen, an der prootischen Gegend beweglich aufgehängten Knochens, dem Squamosum (Fig. 104, 105, *Qu* und *Squ*). Indem sich letzterer weit nach hinten und aussen erstreckt, rückt auch selbstverständlich die Articulationsstelle der Mandibel entsprechend weit nach hinten und eine Folge davon ist die für Schlangen charakteristische, zur Nahrungsaufnahme in Be-

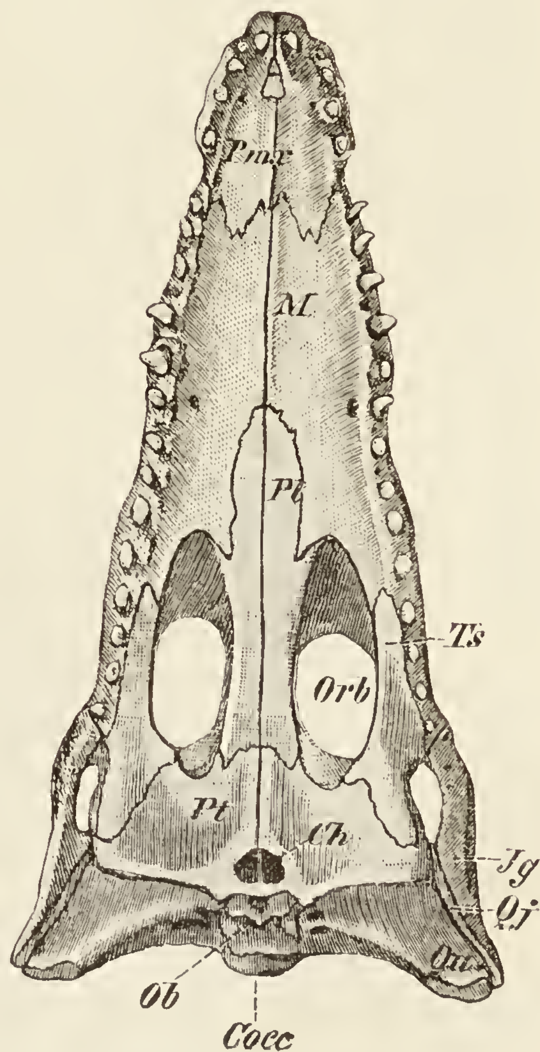


Fig. 107. Schädel eines jungen Crocodils, ventrale Ansicht. *Cocc* Condylus occipitalis, *Ob* Occipitale basilare, *Ch* Choanen, *Pt* Pterygoid, *Orb* Orbita, *Pl* Palatinum, *M* Processus palatinus des Maxillare, *Pmx* Praemaxillare, *Ts* Os transversum, *Jg* Iugale, *Qj* Quadrato-jugale, *Qu* Quadratum.

ziehung stehende, ausserordentliche Weite der Mundspalte[1]). Hand in Hand damit geht die durch elastische, dehnbare Bänder zu Stande gebrachte Verbindung des Maxillare, des Transversum, der Pterygo-palatinspange und der Vorderenden beider Unterkieferhälften. Bei allen andern Reptilien hat das Suspensorium eine nach auswärts vorwärts gerichtete oder auch mehr transverselle Lage. Das Squamosum liegt bei Lacertiliern und Crocodiliern auswärts von den Parietalia, bei den Cheloniern dagegen, wo es blasig aufgetrieben ist, findet es sich an der hinteren Circumferenz der knorpeligen Membrana tympani (Fig. 106, *Squ*). Bei allen Reptilien existirt eine entweder nur aus einem oder aus zwei Stücken gebildete, Knochenbrücke zwischen dem Quadratum und dem Maxillare; sie wird durch ein Iugale oder auch noch durch ein zweites Stück, ein Quadrato-jugale, zu Stande gebracht. Bei Schlangen allein kommt es nur zu einer Bandverbindung.

Ehe wir den Schädel der Reptilien verlassen, haben wir einer höchst merkwürdigen, schon bei Cheloniern angebahnten, bei Crocodiliern aber erst zur Vollendung kommenden Einrichtung zu gedenken, welche sich ontogenetisch auch am Vogel- und Säugethierschädel von Stufe zu Stufe verfolgen lässt.

Bei Amphibien und auch noch bei Ophidiern und Lacertiliern legen sich die beiden Oberkieferhälften unter Bildung von Gaumenfortsätzen einfach an die Seite der Schädelbasis resp. des an der betreffenden Stelle sich befindenden Vomers oder Palatinums und formiren so, mit diesen und der ganzen Schädelbasis in einem Niveau liegend, ein **einfaches Gaumendach**, welches in seiner vorderen Partie zugleich als Boden der Nasenhöhle fungirt und die Choanen umschliesst. Indem nun beim Crocodil die Gaumenfortsätze der Praemaxillaria und der Maxillaria und weiter nach hinten die Palatina und Flügelbeine in der Mittellinie bis zu unmittelbarer Berührung zusammentreten, entsteht so ein von der eigentlichen (sphenoidalen) Schädelbasis sich abhebendes und diese von der Mundhöle abschliessendes **zweites Dach** des Cavum oris. Der zwischen letzterem und der Basis cranii gelegene Hohlraum fällt in die Rückwärtsverlängerung der Nasenhöhle, welche dadurch schärfer von der Mundhöhle differenzirt erscheint und deren Choanen sich in Folge davon gewissermassen zu langen, erst weit hinten in der Regio basi-occipitalis ausmündenden Röhren ausdehnen. Vergl. Fig. 114 und 115 *e*.

Bei Crocodiliern werden die Oeffnungen der letzteren von den Pterygoiden umschlossen, bei Cheloniern dagegen liegen sie noch vor denselben am Zusammenstoss des Vomers und der Palatina. Es sind also hier die Flügelbeine in die Begrenzung des Nasen-Rachenganges noch nicht mit einbezogen und letzteres gilt auch für die fossilen Stammväter der Crocodilier, für Belodon und Teleosaurus.

Am Unterkiefer der Reptilien bildet sich wieder als mächtigster Knochen ein Dentale und dazu kommt noch ein Angulare,

---

1) Alle Schlangen, die eine derartige Einrichtung zeigen, werden als Eurystomata den Stenostomata gegenübergestellt. Bei den letzteren sind die betreffenden Skelettheile fester unter einander verbunden, wodurch die Erweiterungsfähigkeit des Mundes eine Beschränkung erleidet.

Supraangulare und Articulare. Auf der Innenfläche kann noch ein Complementare und Operculare entstehen, jedoch fehlen letztere den Ophidiern, wogegen sie den Lacertiliern und Crocodiliern zukommen. Während beide Unterkieferhälften bei Crocodiliern und Sauriern durch eine Naht und bei Ophidiern, wie oben erwähnt, gar durch reichliches elastisches Gewebe getrennt bleiben, fliessen sie bei Cheloniern schon frühzeitig zu einem Stück zusammen. Der Meckel'sche Knorpel geht entweder ganz zu Grunde oder erhalten sich schwache Spuren von ihm zeitlebens.

Die Bezahnung des Reptilienschädels ist eine viel kräftigere, als bei Amphibien; sie erreicht ihr Maximum bei Crocodiliern. In schroffem Gegensatz hierzu steht der aller Zähne entbehrende und nur mit Hornscheiden versehene Chelonierschädel (Fig. 106, *HK*). Dass es aber eine Zeit gab, in der auch die Schildkröten Zähne besassen, geht daraus hervor, dass es Formen gibt, bei welchen sich in embryonaler Zeit noch Zähne anlegen (Trionyx). Auch scheinen die Vorfahren der Schildkröten, wenn man als solche gewisse in Südafrika ans Licht gezogene, merkwürdige Reste von Reptilien betrachten darf, ein Gebiss besessen zu haben.

Was die ausgestorbenen Reptiliengeschlechter anbelangt, so habe ich auf ihre ausserordentliche Entfaltung, ihren Formenreichthum, sowie auf ihre oft riesig zu nennenden Dimensionen schon in früheren Capiteln hingewiesen und will deshalb nur noch kurz Folgendes hinzufügen. Der von einer fast schwanenartigen Halswirbelsäule getragene Schädel von Plesiosaurus war im Verhältniss zum übrigen Körper sehr klein, von depresser Form; er besass ein Parietalloch und furchtbare, in Alveolen sitzende Zähne; ein orbitaler Knochenring war nicht vorhanden. Sehr abweichend, schon der ganzen äusseren Form nach, war der mächtige Schädel von Ichthyosaurus. Dem Rumpf, ohne Dazwischenkunft eines eigentlichen Halses, direkt aufsitzend, erinnert er auffallend an denjenigen des Delphins und damit stimmt auch die schnabelartig ausgezogene Schnauze, sowie die Bezahnung. Eine genauere Prüfung lässt ihn aber als ächten Reptilienschädel mit Parietalloch und scleralem Knochenring in der riesigen Augenhöhle erkennen. Auffallend ist die Lage des äusseren

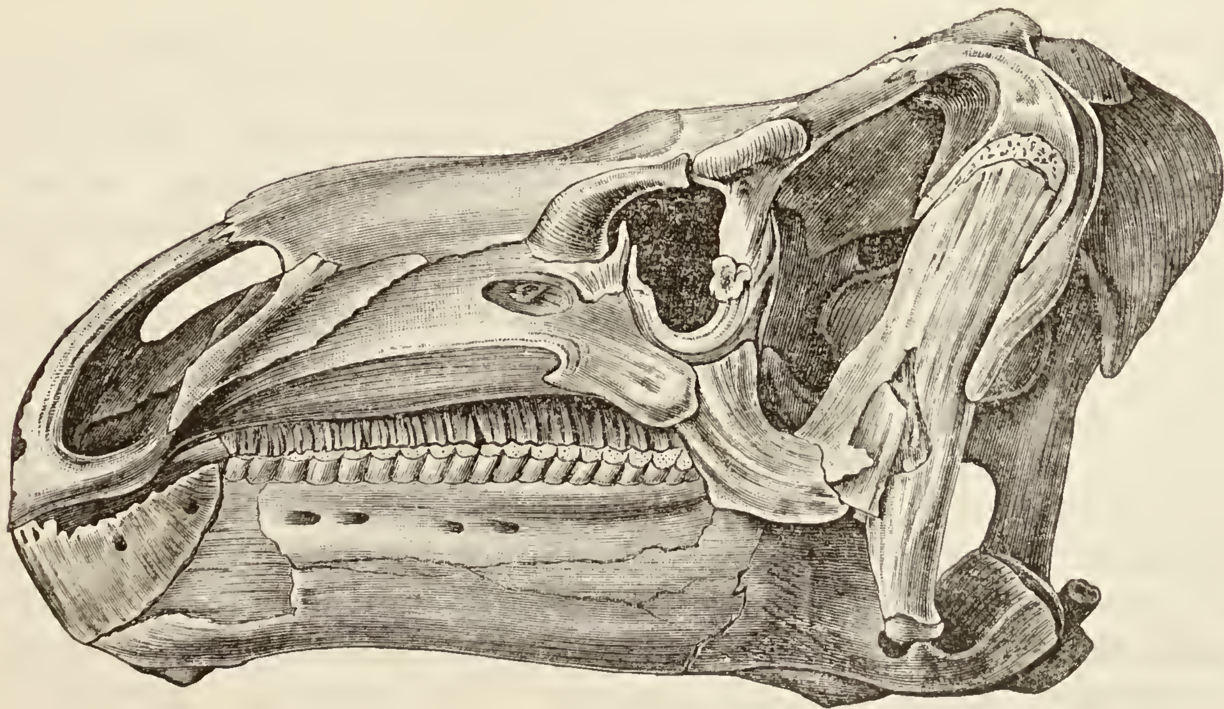


Fig. 108. Iguanodon Bernissartensis, Dollo.

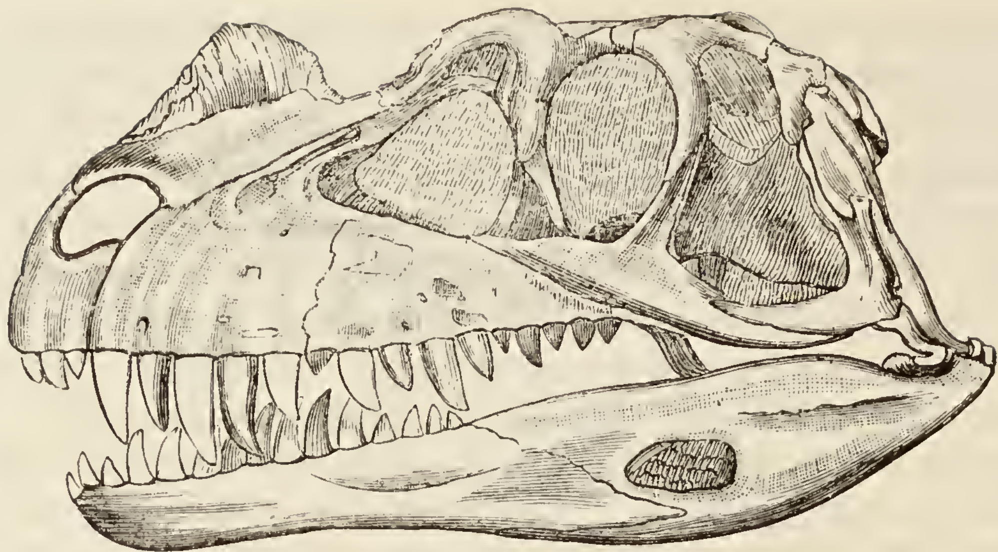


Fig. 109. Ceratosaurus nasicornis, Marsh.

Nasenloches, welches sich, wie bei Plesiosaurus, unmittelbar vor der Orbita befindet.

So interessante Details auch der Schädel dieser beiden Enaliosaurier in seinem Aufbau darbietet, so wenig sind dieselben im Sinne der Entwicklungslehre verwerthbar. Wenn auch unstreitig da und dort Anklänge an die heutigen Reptilien, so vor Allem an die Lacertilier, und wohl auch an die Vögel sich finden, so lässt sich doch nicht behaupten, dass sich dieser oder jener Typus aus ihnen herausentwickelt habe. Wir wissen weder, woher sie gekommen sind, noch haben wir eine Ahnung davon, ob überhaupt und zu welchen Formen sie sich weiter entwickelt haben.

Auch das Geschlecht der Dinosaurier bietet in seinem Schädelbau noch manches Dunkle und ich gebe die betreffenden Abbildungen 108 und 109 [nach Dollo und Marsh] ohne jeden weiteren Commentar.

Schliesslich sei noch erwähnt, dass sich der Schädel der fossilen Flugechsen (Fig. 53) durch eine viel stattlichere Entfaltung der Hirnschale auszeichnet, als wir ihr irgendwo bei den übrigen Reptilien begegnen, und dass ferner die Knochennähte unter einander verstreichen, lauter Charaktere, die an den Vogelschädel erinnern und die sich noch durch Aufzählung zahlreicher anderer vermehren liessen.

Vögel.

Wenn man bedenkt, dass die Vögel schon in der Jurazeit ein wohl entwickeltes Federkleid besassen, das nicht sprungweise aus Reptilienschuppen entstanden sein kann, und wenn man weiter erwägt, dass die Zahnvögel aus der Kreide Amerikas z. Th. eine ganz andere Entwickelungsrichtung eingeschlagen haben, als der jurassische Archaeopteryx Europas, so sieht man sich zu der Annahme gezwungen, dass ihre Abzweigung von den Reptilien in sehr früher Zeit, vielleicht schon in oder wahrscheinlicher bereits vor der Trias stattgefunden haben muss. Es bleibt sich dabei gleich, ob man ihren Ursprung in der schon früher von uns erwähnten Weise (Cap. über die Wirbelsäule) als einen doppelten oder als einen einfachen auffassen will. Keiner der jetzt lebenden Vögel trägt mehr Zähne und da sie sich, so viel bis jetzt bekannt, auch nicht mehr entwicklungsgeschichtlich anlegen, so muss man wohl annehmen, dass sie schon lang verloren gegangen sind, und diese Annahme ist um so berechtigter, als auch die tertiären Vögel bereits zahnlos waren.

Der Archaeopteryx-Kopf bestand, wie derjenige der heutigen Vögel, bereits aus einer geschlossenen Knochenkapsel und wich überhaupt von jenem nur durch den bezahnten Zwischen-, Ober- und Unterkiefer ab. Ein Hornschnabel war wahrscheinlich nicht vorhanden. (Vergl. das Capitel über die Zähne).

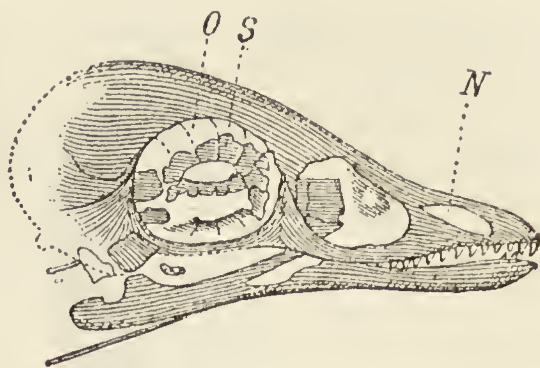


Fig. 110. Kopf des Archaeopteryx lithogr. Nach Dames.

Den erwachsenen Vogelschädel zeichnen folgende Punkte vor demjenigen der Reptilien aus. Schon in embryonaler Anlage documentirt er dadurch eine ungleich höhere Stufe, dass uns eine Verwachsung der Sinneskapseln, wie vor Allem der Capsula auditiva, mit den ab origine mit einander zusammengeflossenen Trabekular- und Parachordalelementen von Anfang an entgegentritt. Beide treffen wir somit gleich als ein Continuum und wir haben diesen Vorgang im Sinn einer abgekürzten Entwicklung zu deuten. Ein weiterer wichtiger Punkt ist die voluminösere Entfaltung der Hirnkapsel, sowie die Tendenz aller Schädelknochen, unter Verstreichung der Nähte zu einer continuirlichen, zum grössten Theil endochondral gebildeten Knochenmasse zu confluiren. Der Condylus occipitalis liegt nicht mehr, wie wir es bei allen bis jetzt betrachteten Vertebraten gesehen haben, an der hinteren Circumferenz des Schädels, d. h. nicht mehr in der axialen Vorwärtsverlängerung der Wirbelsäule, sondern ist an die Basis cranii nach abwärts gerückt, so dass die Längsaxe des Schädels von derjenigen der Wirbelsäule wie abgeknickt erscheint, ein Verhalten, das bei manchen Säugern noch mehr zur Ausprägung gelangt.

Sämmtliche Knochen sind zart, spongiös und stehen dadurch in grossem Contrast zu denjenigen der Reptilien.

Die in ihnen vorhandenen Hohlräume stehen, wie dies beim Respirationssystem genauer erörtert werden wird, mit der Lunge in Verbindung und sind deshalb von Luft erfüllt. Man spricht daher von pneumatischen Knochen. Aehnliche Hohlräume finden sich auch schon in den Knochen des Crocodilschädels. In dem häutig-knöchernen Interorbitalseptum kommen die Ali- und Orbitosphenoide zu viel besserer Entfaltung, als bei Cheloniern und Lacertiliern. Das Quadratum ist mit dem Schädel beweglich verbunden, was zur Folge hat, dass der ganze Kiefer-Gaumenapparat zusammt dem Schnabel von dem eigentlichen Cranium in der Sutura fronto-nasalis mehr oder weniger weit abwärts gebogen werden kann, wobei dann die Pterygo-palatinspangen auf der Ventralfläche der Basis cranii hin und her schleifen. Bei Papageien entwickelt sich sogar in jener Sutur ein vollständiges Charnirgelenk.

An der Schädelbasis entwickelt sich ein Parasphenoid, welches dorsalwärts mit dem Basi-occipitale und weiter nach vorne mit einem Basisphenoid zu einer Masse zusammenfliesst. Der letztgenannte Knochen wird übrigens nach vorne zu von einem schnabelartigen Ausläufer des Parasphenoids noch um ein Beträchtliches überragt und über diesem „Rostrum“, d. h. an seiner Dorsalseite, ist beim Vogelembryo noch ein kleines Praesphenoid vorhanden.

Die zusammenfliessenden Nasalia und Praemaxillaria springen spitz-kegelförmig nach vorne aus und werden von der hornigen

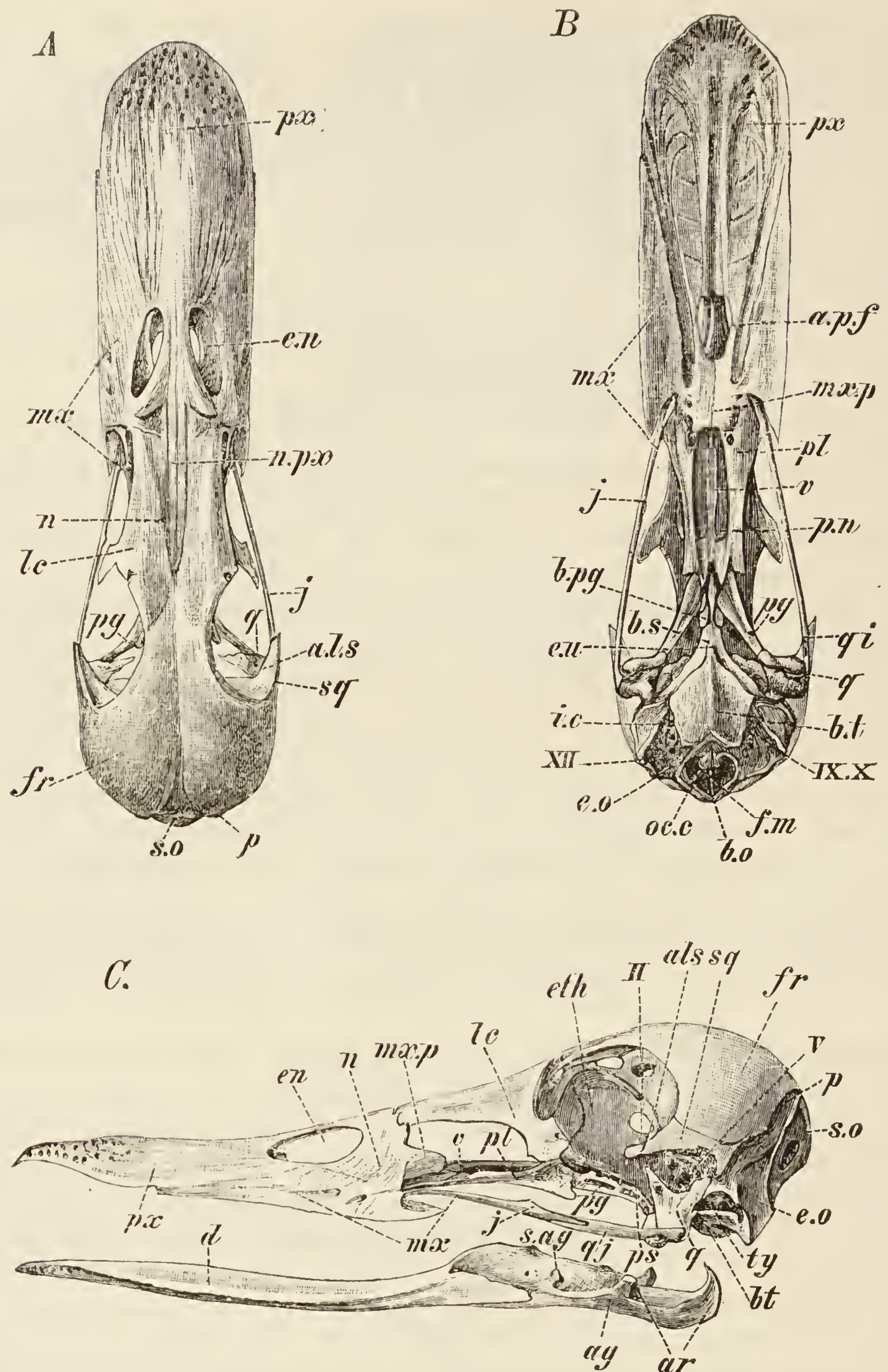


Fig. 111. Kopfskelet der Ente, *A* von oben, *B* von unten, *C* von der Seite. Nach einem Präparat von K. W. Parker. *als* Alisphenoid, *ag* Angulare, *ar* Articulare, *a.p.f* Foramen palatinum anterius, *b.t* Basitemporale, *b.o* Basioccipitale, *b.pg* Basipterygoid, *b.s* Basisphenoid, *d* Dentale, *e.n* Apertura nasalis externa, *eth* Ethmoid, *e.o* exoccipitale, *e.u* Oeffnung der Eustachischen Röhre, *fr* Frontale, *f.m* Foramen magnum, *i.c* Loch für die A. carotis interna, *j* Iugale, *lc* Lacrimale, *mxp* Processus palatinus ossis maxillae, *mx* Maxilla, *n* Nasale, *n.px* Processus nasalis ossis praemaxillaris, *px* Praemaxillare, *p* Parietale, *p.s* Praesphenoid, *pg* Pterygoid, *pl* Palatinum, *p.n* Apertura nasalis posterior (Choanen), *q* Quadratum, *qj* Quadrato-jugale, *sq* Squamosum, *s.o* Supraoccipitale, *ty* Cavum tympani, *v* Vomer, *II* Oeffnung für den N. opticus, *V*, *IX*, *X*, *XII* desgleichen für den Trigeminus, Glossopharyngeus, Vagus und Hypoglossus.

Schnabelscheide überzogen, wie wir letzterer auch am Unterkiefer begegnen. Zwischen Pterygoid und Palatinum einer-, sowie zwischen dem letzteren und dem unpaaren, inconstanten Vomer, sowie dem Praemaxillare andrerseits können die mannigfachsten Verbindungen existiren, wie dies auch die Fig. 111, *B* darthut, wo die letzt-

genannten drei Knochen zu einem eleganten, continuirlichen Spangensystem zusammengetreten sind. Die Choanen liegen stets zwischen Palatinum und Vomer. Gewöhnlich bleiben die Gaumenbeine eine Strecke weit oder auch ganz von einander getrennt und es kommt nicht zur Bildung des bei Crocodiliern beobachteten Palatum durum, so dass die Vögel also in dieser Beziehung eine entschieden niedrigere Stellung einnehmen.

Lateralwärts an die Gaumenbeine stösst der Oberkiefer (Fig. 111, *Mx*), welcher gewöhnlich durch einen medialen Fortsatz mit ihnen verbunden ist; er stellt in der Regel eine dünne Lamelle dar, die nach hinten durch ein ebenso schlankes Jugale (*j*) und Quadrato-Jugale (*qj*) mit dem Quadratum zusammenhängt. Wie bei vielen fossilen Sauriern liegen die äusseren Nasenöffnungen (*e.n*) dicht vor der Orbita und diese besitzt, dem grossen Auge entsprechend, sehr weite Dimensionen. Nach vorne wird sie durch das mit dem Praefrontale zu einem Stück vereinigte Lacrimale (*lc*) abgeschlossen und davor liegt die sog. Thränengrube (Fig. 111). In der Nasenhöhle, deren Muschelbildungen uns später beim Geruchsorgan wieder beschäftigen werden, bleiben grössere Knorpelmassen das ganze Leben bestehen; der ganze übrige Schädel ist gut verknöchert und zwar zeigt er auch dadurch einen Fortschritt gegenüber den Reptilien, Amphibien und Fischen, dass Knorpel- und Hautknochen aufs festeste und untrenn-



Fig. 112. *A* Hesperornis regalis, Marsh.

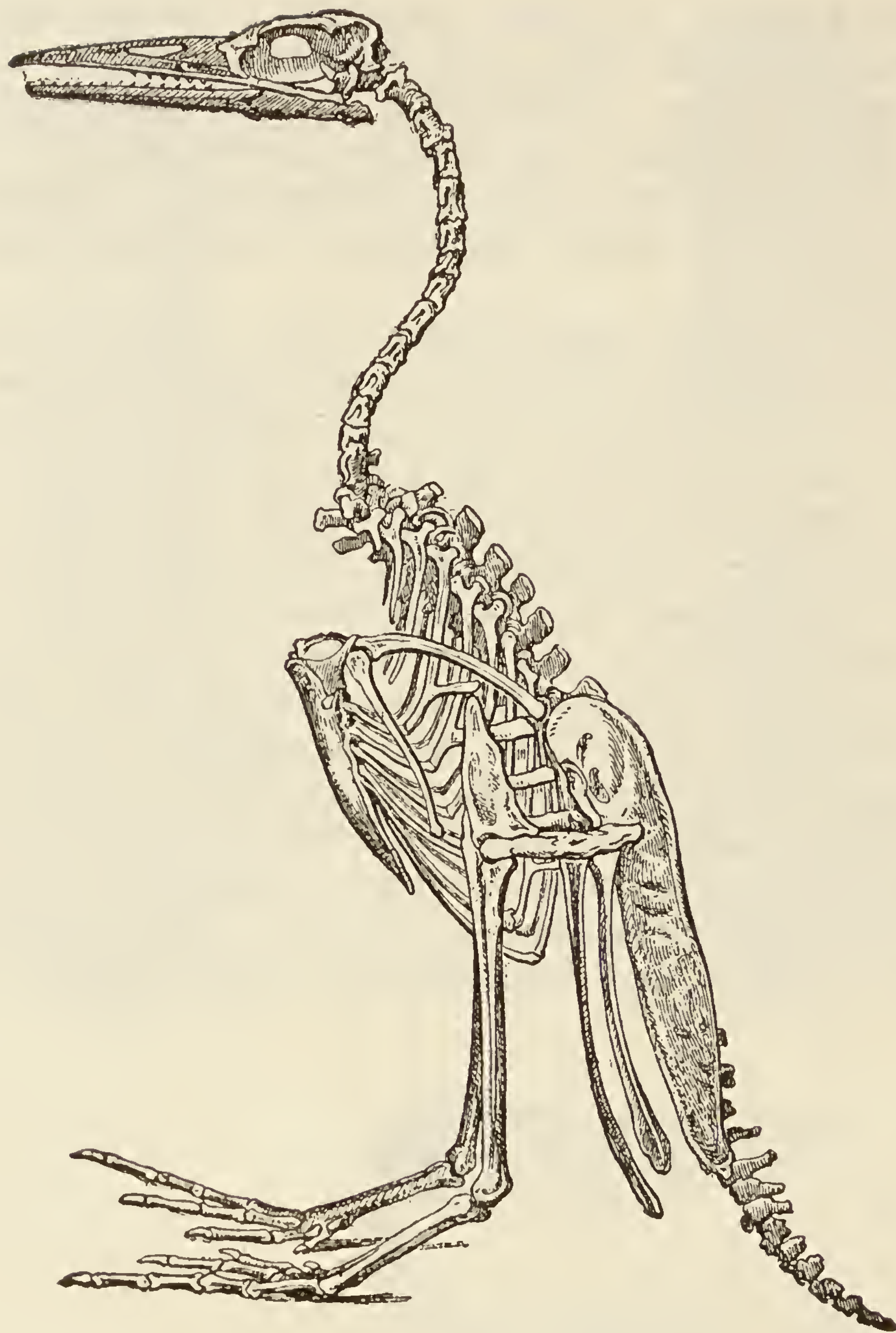


Fig. 112. *B* Ichthyornis victor, Marsh.

bar mit einander verbunden sind. Ob Labialknorpel existiren, scheint noch nicht sicher ausgemacht (W. K. Parker).

Das Squamosum liegt als stattlich entwickelter Knochen lateral vom Parietale und schickt oft nach unten und vorwärts einen starken Sporn, der die Orbita von hinten begrenzt (*sq*). Eine Fenestra ovalis und rotunda, sowie ein Cavum tympani ist stets vorhanden und beide Eustachische Röhren münden durch eine gemeinsame Oeffnung am Schädelgrund aus. Der aus der Wand der Ohrkapsel sich herausdifferenzirende Stapes wächst später zu einer schlanken Columella aus, welche sich an ihrem distalen, dem Trommelfell anliegenden Ende in drei Knorpelstrahlen theilt, und diese entsprechen einer Gehörknöchelchenkette. Die otischen Knochen sowie die Scheitelbeine legen sich ursprünglich genau so an wie bei Reptilien (Lacerta), fliessen aber, wie oben schon angedeutet, früh schon der Art zu einer homogenen Knochenblase zusammen, dass die einzelnen Territorien nicht mehr unterscheidbar sind. Dasselbe gilt auch für die ursprünglich getrennten fünf Knochen des Unterkiefers, dessen beide Hälften vorne synostotisch verwachsen.

Das **Visceralskelet** bildet sich stark zurück und es erhalten sich nur (inconstante) Spuren der Kerato-hyalia, sowie der gewöhnlich aus einem Kerato- und Epibranchiale bestehende erste Kiemenbogen.

Die merkwürdige Praevalenz des letzteren über den Hyoidbogen macht sich schon in einer sehr frühen Entwickelungsperiode geltend und sie kann selbst, wie bei der Familie der Spechte, bis zu einem ganz extremen Grade gedeihen. Hier wachsen nämlich die Epibranchialia zu monströsen, hyalinen Knorpelfäden aus, welche hinten am Cranium aufsteigend, endlich auf dessen Dorsalfläche und von da in einen Kanal oder eine Rinne des Praemaxillare sich erstrecken. So endigen sie also, nachdem sie den ganzen Kopf umwickelt haben, erst unmittelbar hinter der Schnabelspitze (vergl. das Capitel über die Zunge).

In der ventralen Mittellinie werden die Reste des Visceralskelets durch ein oft mit Knorpelapophysen versehenes Basi-hyale, sowie durch ein Basi-branchiale (I und II) vereinigt und ersteres bildet, in die Zunge eingebettet, deren festes Substrat, das Os entoglossum.

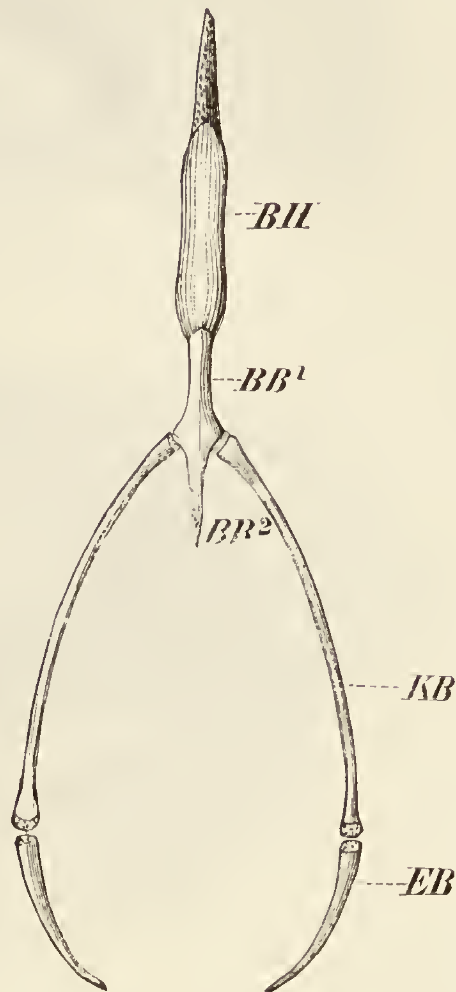


Fig. 113. Zungenbeinapparat von Anas boschas. *BH* Basi-hyale (Os entoglossum), *BB*1, *BB*2 erstes und zweites Basi-branchiale, *KB* Kerato-branchiale, *EB* Epibranchiale.

Säuger.

In der Grundanlage ist das Kopfskelet der Säugethiere, wovon sich schon Reste im Lias finden, von dem der übrigen Vertebraten nicht verschieden und zwar stimmt es durch die Anlage einer knorpeligen Basis und einer häutigen Decke mehr mit demjenigen der Reptilien, Amphibien und Vögel, als mit dem der Fische überein. Seine specifischen Eigenthümlichkeiten bilden sich erst später heraus und diese bestehen in erster Linie darin, dass man bei erwachsenen Individuen nicht einfach mehr nur von einem Cranium und einem Visceralskelet, sondern an Stelle des letzteren von einem **Gesichtsschädel** spricht und ihn dem **Hirnschädel** oder **Cranium** gegenüberstellt. Der Gesichtsschädel, welcher sich im Wesentlichen auf Grundlage des ersten Visceralbogens aufbaut und sich im Gegensatz zu den niederen Wirbelthieren mit dem Cranium so enge verbindet, dass beide später wie aus einem Gusse erscheinen, tritt erst bei höheren Typen in so charakteristischer Weise hervor, dass man, wie z. B. beim Menschen, von einem eigentlichen „Gesicht" reden kann. Während es bei den meisten und vor allem bei den niedrigeren Typen noch in der Axenverlängerung der Basis cranii und zwar vor ihr gelagert ist, rückt es bei höheren Formen immer mehr und mehr unter letztere hinunter, so dass man also hier bezüglich der gegenseitigen Lagerung beider nicht mehr von einem **Vorne** und **Hinten**, sondern von einem **Unten** und **Oben** reden kann (vergl. Fig. 114 und 115).

Dabei ist wohl zu beachten, dass der Gesichtsschädel, als der

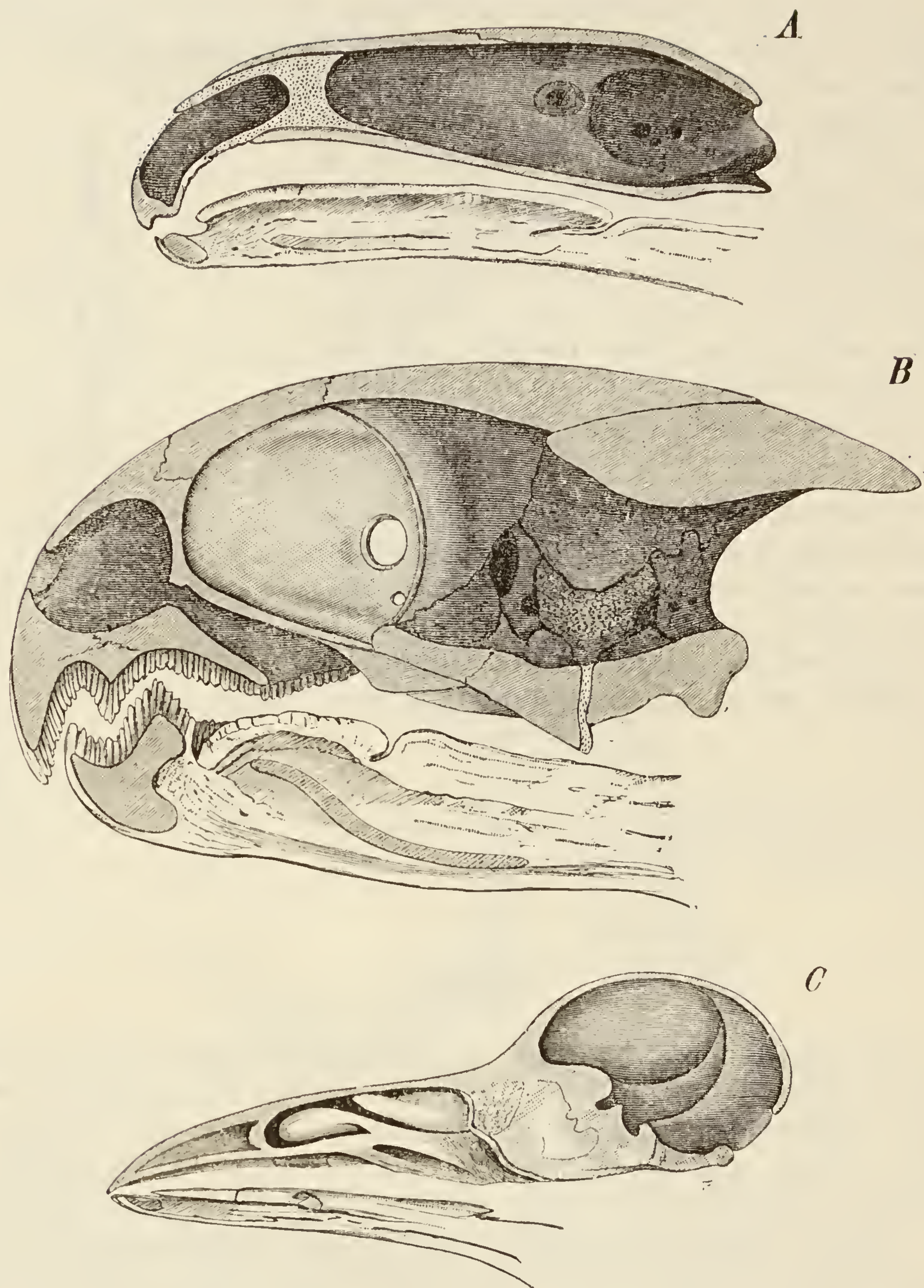


Fig. 114. Medianschnitte durch den Kopf von Salamandra macul. (*A*), Chelonia midas (*B*), und von Corvus corone (*C*). Man beachte das Verhältniss des Craniums zur Nasenhöhle.

vegetativen Sphäre angehörend, bei der höchsten Entwicklungsform, dem Menschen, gegenüber dem grossen, auf eine hohe geistige Stufe hinweisenden Hirnschädel stark in den Hintergrund tritt.

Die bei den Vögeln schon hervorgehobene starke Abknickung der Schädelbasis von der Axe der Wirbelsäule ist bei den höheren Säugethierformen, wie z. B. bei den Primaten, noch viel weiter gediehen, ja sie erreicht beim Menschen, wo das Hinterhauptsloch mit dem Occipitalgelenk sehr weit nach vorne geschoben ist und nach hinten weit von der vorspringenden Occipitalschuppe überlagert wird, einen so hohen Grad, dass das Cranium im Atlanto-occipital-Gelenk fast in der Schwebe gehalten wird.

Was nun den speciellen Aufbau des Säugethierschädels betrifft, so ist vor Allem zu betonen, dass sich die ganze Basis cranii, die Regio naso-ethmoidalis, sowie ein Theil seiner Seitenwände als

ein knorpeliges Continuum anlegt. Es ist jedoch zu bemerken, dass, ehe es zu dessen Bildung kommt, die einzelnen, für die primordiale Anlage jedes Wirbelthierschädels in Betracht kommenden Componenten d. h. die Parachordal- und Trabecularelemente noch getrennt sind, so dass also die Entwicklung des Säugethierschädels nicht in dem Masse abgekürzt ist, wie wir dies bei Vögeln bemerken konnten.

Vom Occipitalring ausgehend begegnen wir bei fortschreitender Entwicklung der knorpeligen Schädelbasis den bekannten vier Knochen, einem Supraoccipitale, zwei die Gelenkhöcker tragenden Occipitalia lateralia[1]) und einem Basi-occipitale. Nach vorne stösst das Basi-occipitale an den Körper des Basisphenoids[2]), der nach beiden Seiten hin die vom Trigeminus durchbohrten Alisphenoide (Alae magnae) und nach abwärts einen flügelartigen Anhang (Processus pterygoideus) entwickelt, welch' letzterer erst später mit dem eigentlichen selb-

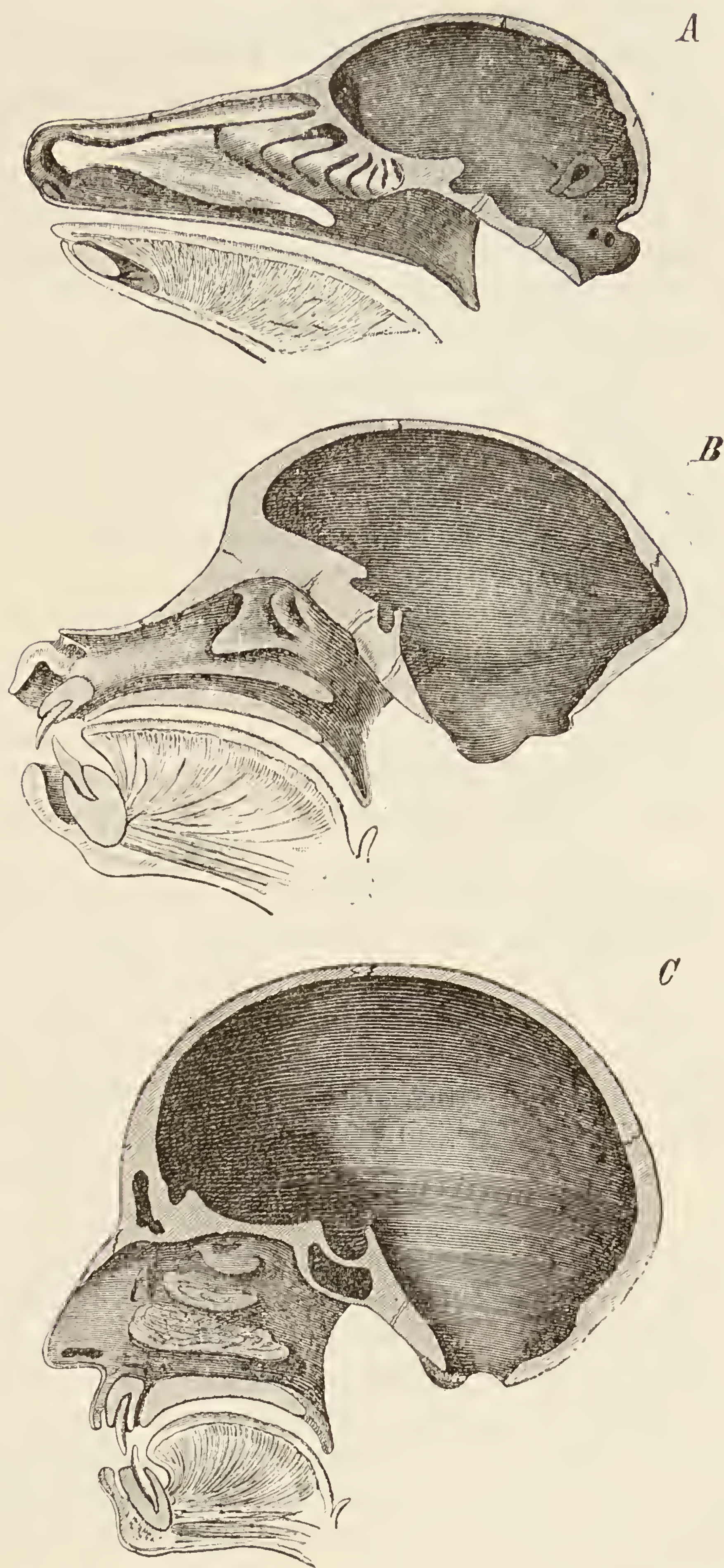


Fig. 115. Medianschnitte durch den Kopf von Cervus capreolus (*A*), Cynocephalus (*B*) und Homo (*C*). Man beachte das Verhältniss des Craniums zur Nasenhöhle.

1) Bei vielen Säugethieren (Hufthieren u. a.) erzeugen die Occipitalia lateralia senkrecht absteigende Fortsätze, die sog. Processus paramastoidei.

2) Nach P. Albrecht, der seine Untersuchungen am Schädel von Neugeborenen sowie an pathologischen Schädeln (Idioten, Cyclopen) anstellte, besteht die bisher als einheitlich aufgefasste Pars basilaris ossis occipitis aus zwei Knochen: 1) aus einem eigentlichen Occipitale basilare und 2) aus einem nach vorne davon liegenden und an das Basisphenoid stossenden Knochen, den er als „Basioticum" bezeichnet. Der Name wurde gewählt, weil der Knochen zu den otischen Knochen ganz dieselben Lagebeziehungen hat, wie das Occipitale basilare zu den Exoccipitalia.

Weitere Untersuchungen hierüber sind abzuwarten, doch sei bei dieser Gelegenheit noch einmal an die embryonale Anlage mehrerer Kopfmetameren erinnert (vergl. die Einleitung in die Anatomie des Schädels).

ständigen und als Belegknochen entstehenden Os pterygoideum verschmilzt (Fig. 116). Der Körper des Basi-sphenoids grenzt nach vorn an das häufig vorkommende Praesphenoid, welches die Orbito-sphenoide oder Alae parvae trägt. Die letzteren, sowie die Ali-sphenoide sind ihrer grössten Ausdehnung nach horizontal an der Basis cranii ausgebreitet, doch nehmen sie auch an der Begrenzung der seitlichen Schädelwände Antheil und zwischen ihnen bleibt eine grössere oder kleinere Spalte bestehen, mittelst welcher das Cavum cranii mit der Orbita communicirt.

Der vordere Abschluss des Schädels wird zu Stande gebracht durch die dem Praesphenoid entgegenlaufenden Stirnbeine, sowie durch das zwischen diesen beiden gelegene Ethmoid, welches sich aus der Concrescenz der vorderen Trabekelenden entwickelt. Der dabei zunächst in Betracht kommende Theil des Ethmoids, die sog. Lamina cribrosa, ist entweder, wie z. B. bei Monotremen, nur von den beiden, intracraniell noch nicht in einzelne Fasern zerfallenden, Riechnerven durchbohrt, oder wird sie, wenn letzteres der Fall ist, zu einer eigentlichen Siebmembran (Fig. 116 **D**, *Eth*[1]). Prae- und Basisphenoid, sowie letzteres und das Basi-occipitale können continuirlich unter einander verwachsen und dies gilt auch für die einzelnen Ossificationspunkte der Regio occipitalis.

In der knorpeligen Gehörkapsel entsteht auf der ersten Schnekkenwindung, also am Boden, ein Opisthoticum, am Dach, in der Circumferenz des Fallopischen Canals und des Foramen ovale, ein Prooticum, d. h. die grösste Masse der sog. Felsenbeinpyramide, der obere Theil der Pars mastoidea, sowie das Tegmen tympani. Auf dem äusseren Bogengang endlich bildet sich ein Epioticum, das später einen grossen Theil des Processus mastoideus darstellt (A. J. Vrolik).

Zu diesen drei Knocheninseln gesellen sich von aussen her noch zwei Belegknochen, nämlich ein Squamosum, welches zur Verbindung mit dem Jugale einen Fortsatz erzeugt, und der die Apertura auditiva externa umgebende Annulus tympanicus. Beim Foetus und auch beim neugeborenen Kinde stellt dieser Knochen einen fast ganz geschlossenen und oberflächlich gelagerten Ring dar, später aber wächst dieser zu einer Knochenröhre aus, welche unter Zuhülfenahme der umgebenden Knochen die Pars ossea des äusseren Gehörganges bildet. Bei Monotremen und Marsupialiern verharrt jener Paukenring zeitlebens auf embryonaler Stufe.

Aus der Vereinigung aller dieser fünf Knochen — und sie unterbleibt nur bei Marsupialiern — bildet sich das Schläfenbein (Os temporis) im Sinne der menschlichen Anatomie. Bei Marsupialiern, Carnivoren u. v. a. findet sich eine theils aus den Knochen der eigentlichen Gehörkapsel, theils aus dem blasig aufgetriebenen Tympanicum gebildete, förmliche Bulla tympanica, welche jedoch einer Menge von Variationen unterliegt, auf die hier nicht näher eingegangen werden kann. Zu erwähnen ist aber noch eine zwischen dem Vorderrand des Tympanicum und dem übrigen Felsenbein gelegene Spalte (Fissura Glaseri), durch welche ein Fortsatz eines der Gehörknöchelchen, des Hammers, hindurchtritt.

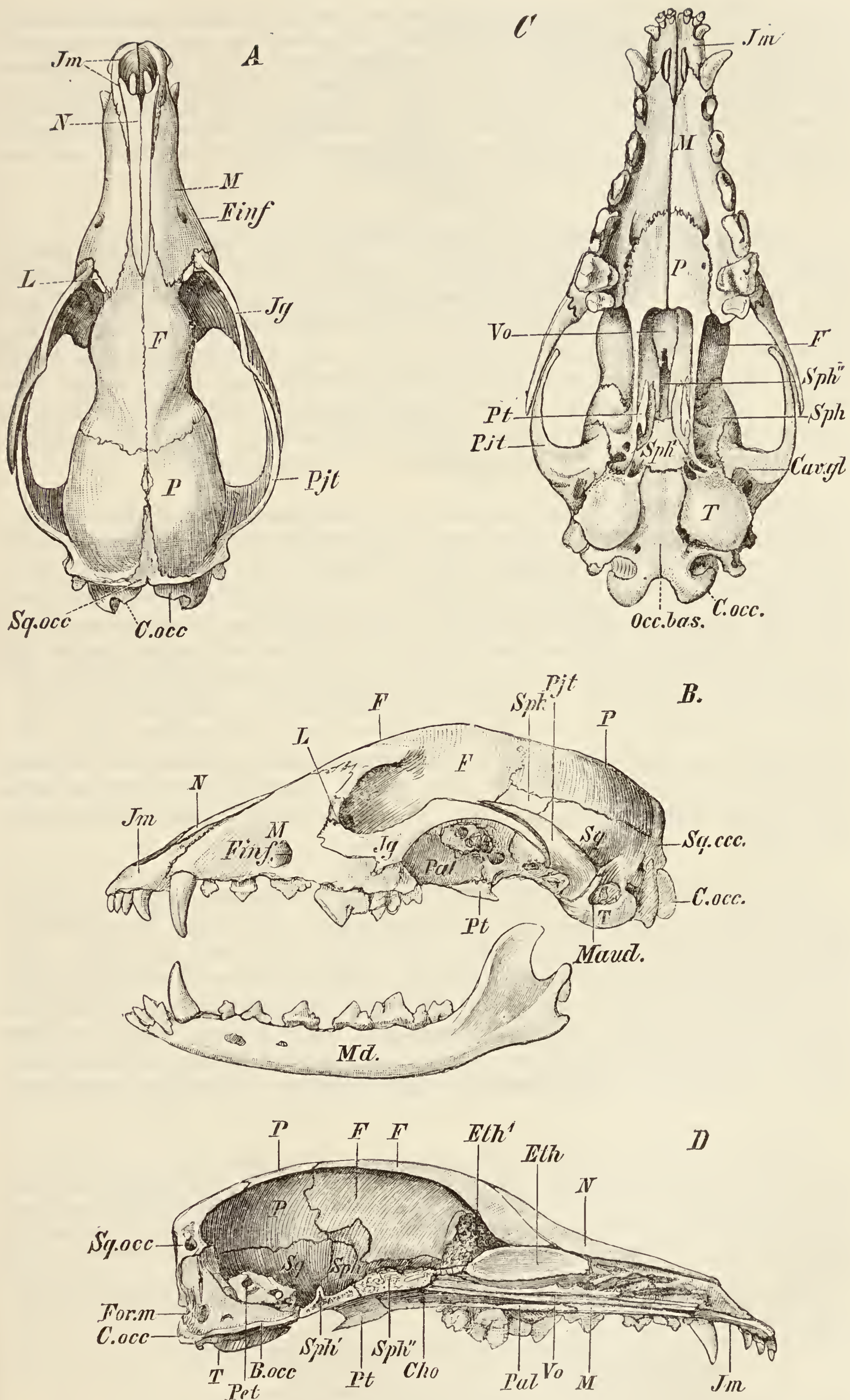


Fig. 116. Kopfskelet vom Windhund. *A* von oben, *B* von der Seite, *C* von unten, *D* im Medianschnitt, von der Schädelhöhle aus gesehen.

Im Os intermaxillare, *N* Os nasale, *M* Maxillare mit dem Foramen infraorbitale (Finf), *Ig* Iugale, *Pjt* Processus jugalis ossis temporis, *L* Lacrimale mit dem Canalis lacrimalis, *P* Parietale, *Sq.occ* Squama ossis occipitis (Supraoccipitale), *C.occ* Condyli occipitales (Occipitale laterale), *B.occ* Basioccipitale, *Pal* Palatinum, *Pt* Pterygoid, *Sph* Alisphenoid, *Sph*¹ Basisphenoid, *Sph*² Praesphenoid, *Sq* Squama temporis, *Maud* Meatus auditorius externus, *T* Tympanicum, *For.m* Foramen occipitale magnum, *Pet* Petrosum, *Cho* Choanen, *Vo* Vomer, *Eth* Lamina perpendicularis ossis ethmoidei, *Eth*¹ Lamina cribrosa ossis ethmoidei, *Cav.gl* Cavitas glenoidalis für den Unterkiefer.

Die so gestaltete Basis cranii wird von oben her durch die mächtigen Schalen der Scheitelbeine überlagert und an diese schliessen sich vorne die Stirnbeine, hinten das Interparietale und das Supraoccipitale (Fig. 116 und 117). Die beiden letzteren können getrennt oder mit einander verschmolzen sein, und im letzteren Falle würde das Supraoccipitale aus Knorpel- und Hautknochen bestehen. Zu ganz extremer Entwicklung kommen beide bei den Cetaceen, so dass sie, weit zwischen die Scheitelbeine sich hineinkeilend, eine Verbindung mit den Stirnbeinen zu Stande bringen.

Die oft Hörner und Geweihe[1]) tragenden und starke Supraorbitalfortsätze erzeugenden Frontalia sind reine Belegknochen und entstehen paarig. In den meisten Fällen bleiben sie so bestehen, doch können sie auch, wie z. B. bei Primaten, Insectivoren und Chiropteren, zu einem unpaaren Knochen zusammenfliessen. Längere oder kürzere Zeit persistirt zwichen ihnen und den Parietalia, welch' letztere oft starke Muskelkämme und -leisten tragen können, eine häutige Fontanelle. Merkwürdig sind die in der Diploë der Schädeldecken auftretenden Lufträume; dieselben sind uns im Crocodilier- und Vogelschädel schon einmal begegnet; sie finden sich an den verschiedensten Stellen und können bei Proboscidiern zwischen den beiden Platten der Stirnbeine eine ganz enorme Entwicklung erfahren (vergl. das Capitel über die Luftsäcke der Vögel).

Als vorderste Ausstrahlung der zusammengeflossenen Trabekel wächst von der Lamina cribrosa aus eine senkrechte, knorpelige Scheidewand (Mesethmoid) hinunter in die Nasenhöhle und auf ihr bildet sich als Belegknochen der anfangs paarige, später aber zu einem Stück sich vereinigende Vomer. Vorne im Bereich der äusseren Nase kommt es zur Entwickelung von zwei, im Sinne von Labialknorpeln zu deutenden, Knorpelpaaren, dem Alinasal- und Aliseptalknorpel. Diese können als Rüsselknorpel eine grössere Bedeutung gewinnen.

---

1) Bei Geweihbildungen wächst das Stirnbein zu zwei „Stirnzapfen" aus, welche die betreffende Hautpartie erheben. Zwischen der äusseren Hautschicht und jenen Zapfen bildet sich eine Hautverknöcherung, welche mit den Stirnzapfen verwächst, nach Abschluss ihres Wachsthums vertrocknet und nach vollendeter Brunst sich ablöst. Im ersten Jahre noch einfach, erreicht das Geweih in späteren Jahren eine reichere Ausbildung.

Nach den Geweih- und Hornbildungen kann man die Säugethiere in folgende drei Abtheilungen bringen:

1) Die Hohlhörner besitzen Stirnzapfen ohne Geweih.
2) Die Hirscharten „ „ mit „
3) Die Giraffe besitzt ein Geweih ohne Zapfen.

Erst im Miocän beginnt die Scheidung von Geweih- und Hornträgern d. h. vor jener Zeit waren Hirsche und Antilopen noch nicht von einander zu unterscheiden.

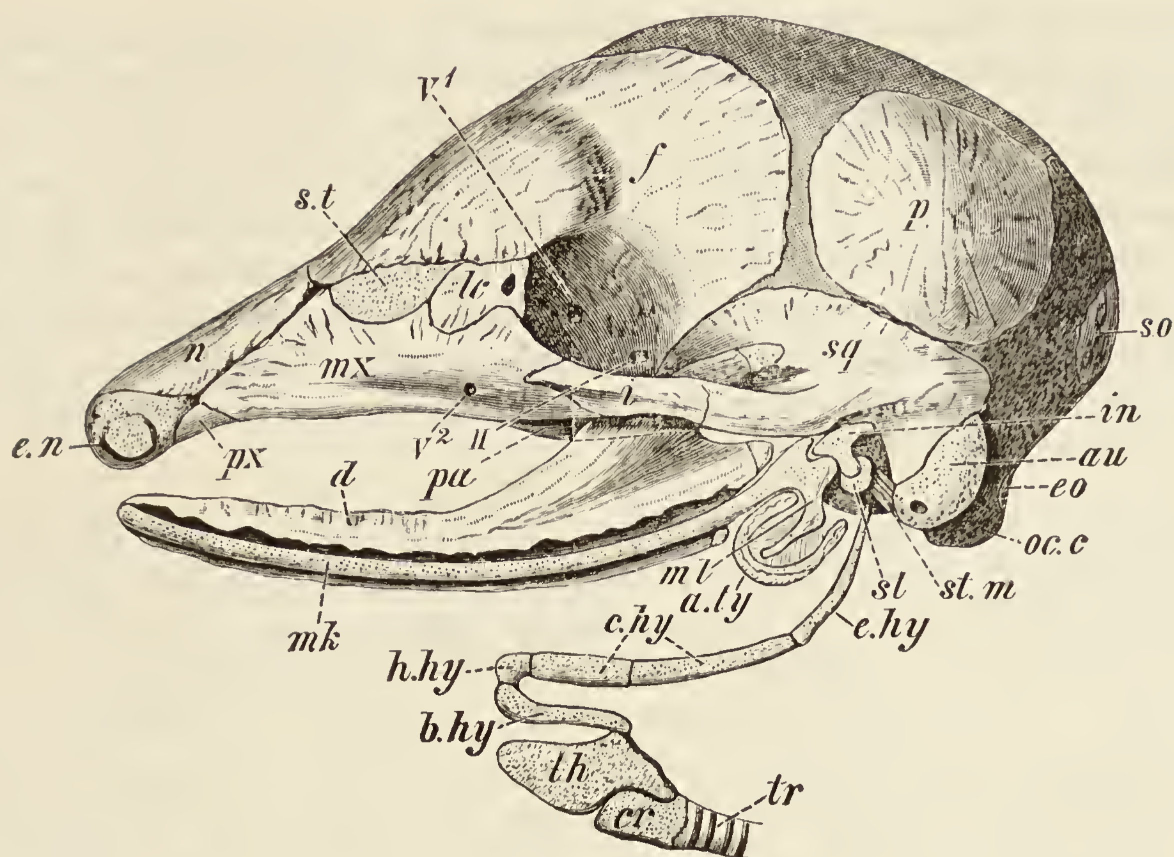


Fig. 117. Kopfskelet von Tatusia (Dasypus) hybrida, nach einem Präparat von W. K. Parker. Die knorpeligen Particen sind punktirt.

a.ty Annulus tympanicus, *b.hy* Basihyale, *h.hy* Hypohyale, *c.hy* Keratohyale, *e.hy* Epihyale, *tr* Trachea, *cr* Cartilago cricoidea, *th* Cartilago thyreoidea, *mk* Cartilago Meckelii, *d* Dentale, *ml* Malleus, *in* Incus, *st.m* Musculus stapedius, *st* Stapes, *au* Gehörkapsel, *oc.c* Condylus occipitalis, *eo* Exoccipitale, *s.o* Supraoccipitale, *sq* Squamosum, *p* Parietale, *i* Jugale, *pa* Palatinum, *f* Frontale, *lc* Lacrymale, *mx* Maxillare, *s.t* Knorpeliges Nasenskelet (Gegend der oberen Muschel), *n* Nasale, *px* Praemaxillare, *e.n* Apertura nasalis externa, V^1, V^2 Erster und zweiter Ast des N. trigeminus, *II* Oeffnung für den Austritt des N. opticus.

Seitlich vom Nasenseptum entsteht, am Aufbau der medialen Orbitalwand sich betheiligend und zugleich die Augenhöhle von der Schädelhöhle abschliessend (Primaten), das knorpelige Praefrontale, oder, wie man es in der menschlichen Anatomie bezeichnet, die Lamina papyracea. Von dieser auswachsend und gegen das Nasenseptum herein sich erstreckend, entwickelt sich die obere und mittlere Nasenmuschel, sowie das sog. Riech-Labyrinth, welches aus einer grösseren Anzahl zelliger und maschiger, von Riechschleimhaut ausgekleideter Räume besteht. Abwärts und vorne davon tritt die untere (grösste) Nasenmuschel, das Os turbinatum, auf, welches einen selbständigen Ossificationsprocess und nahe topographische Beziehungen zum Oberkiefer eingeht. Später verwachsen die verknöcherte Lamina papyracea und cribrosa, sowie das Mesethmoid mit dem Labyrinth und den Muscheln zu einem zusammenhängenden Knochencomplex. Zwischen den hinteren Umfang desselben und die nach vorne sich öffnende Höhle des Prae- und Basisphenoids schieben sich zwei pyramidenförmige Knochenschüppchen, die Cornua sphenoidalia, ein. Von aussen her wird das Ethmoidalgerüste durch die inconstanten Lacrimalia, welche sich an der medialen Begrenzung der Orbita betheiligen, sowie durch die nach Form und Grösse äusserst schwankenden Nasalia abgeschlossen (Fig. 116 und 117). Beides sind Deckknochen und letztere richten sich im Allgemeinen nach der Längenausdehnung des Gesichtsschädels.

Das Cavum nasale, bezüglich dessen speciellerer Struktur ich auf das Geruchsorgan verweisen muss, beherbergt gewöhnlich die einzigen spär-

lichen Reste des knorpeligen Primordialschädels (ein Theil des Septum nasale und die Knorpel der äusseren Nase). Es kann mit lufthohlen Räumen der benachbarten Knochen, wie des Stirn-, Oberkiefer- und Keilbeins, in Communication stehen. (Vergl. das Capitel über das Geruchsorgan und die Luftsäcke der Vögel). Bei Sirenen und Cetaceen rückt die Apertura nasalis externa auf die obere Schädelfläche und bei letzteren tritt in Anpassung an den verkümmerten Riechnerven eine Rückbildung des Ethmoidalgerüstes ein, indem Labyrinth, Siebmembran und Muscheln verschwinden oder oft sehr rudimentär werden; die hinteren Nasengänge stürzen fast ganz senkrecht ab.

Der nie knorpelig praeformirte, den Grundstock des Gesichtsschädels darstellende Oberkiefer betheiligt sich in grosser Ausdehnung an der Umschliessung des Cavum nasale und erzeugt horizontale Gaumenfortsätze, welche medianwärts zur Vereinigung kommen. (Vergl. pag. 151, sowie die Figuren 114 und 115.) Dasselbe gilt auch für die hinten sich anschliessenden Gaumenbeine und in seltenen Fällen (Edentaten, Cetaceen) betheiligen sich auch die Pterygoide am Aufbau des so entstehenden, Nasen- und Mundhöhle von einander abschliessenden, Palatum durum. Letzteres kann bei Echidna, Dasypus, Myrmecophaga und gewissen Cetaceen eine ausserordentliche Länge erreichen, so dass die Choanen sehr weit nach hinten zu liegen kommen.

Immer stehen Gaumen- und Flügelbeine in unmittelbarer Berührung und so sehen wir also den uns von niedrigeren Wirbelthierklassen her bekannten Pterygopalatinbogen auch bei den Säugern auftreten und zwar entsteht er beim Embryo innerhalb des sog. Maxillopalatinfortsatzes vom ersten Kiemenbogen, jedoch, wie wir dies von den Teleostiern an durch die ganze höhere Wirbelthierreihe hindurch gesehen haben, ausser jedem Connex mit dem primitiven Mandibularknorpel. Vorne keilt sich zwischen beide Oberkieferhälften ein das paarige Praemaxillare, welches bei den meisten Säugethieren getrennt bleibt, beim Menschen aber schon früh zu einer Masse verwächst. Bei Cetaceen erzeugt es sehr lange, weit auf die Schädeloberfläche heraufragende Nasenfortsätze, welche einen Ersatz bilden für die meist abortiven Nasalia. Zwischen den Praemaxillarknochen, welche die Schneidezähne tragen, bleibt ein Kanal bestehen, wodurch Nasen- und Mundhöhle mit einander communiciren (Ductus incisivus). Auf seine Bedeutung kann erst bei der Beschreibung des Geruchsorgans näher eingegangen werden[1]).

Die Pterygoide, sowie die senkrecht aufsteigenden Palatina

---

1) P. Albrecht will an Hasenschartenschädeln beweisen, dass das Praemaxillare der Säuger vierfach und nicht nur paarig ist. Er unterscheidet jederseits ein inneres, an die Medianlinie grenzendes Praemaxillare und ein laterales. Beide sind bei der vorliegenden Hemmungsbildung durch die Hasenschartenspalte von einander getrennt.

Bei Säugern, wo es sich jederseits um drei obere Schneidezähne handelt, sitzen die zwei medialen im Praemaxillare internum, der dritte (laterale) in Pr. externum. Beim Menschen sitzt nach Albrecht der mediale obere Schneidezahn im Praemaxillare internum, der laterale im Praemaxillare externum. Letzterer ist also eigentlich der dritte Schneidezahn, während der zweite beim Menschen unter normalen Verhältnissen nicht mehr zur Entwicklung kommt. Dass er bei den vorliegenden Hasenschartenschädeln auftritt, deutet Albrecht als Atavismus und zwar hervorgerufen durch bessere Ernährungs- und freiere Lagebeziehungen des Zwischenkiefers.

umschliessen die Choanen von unten und von der Seite, während der obere Abschluss durch die Ventralfläche des Keilbeinkörpers und der mediale durch den Vomer erreicht wird (Fig. 116, B).

In der Wangengegend sind die Maxillaria bei den meisten Säugethieren durch ein Jugale mit dem oben erwähnten Fortsatze des Squamosum verbunden. Bei Edentaten gedeiht es zu keinem Anschluss an den letzteren und endet frei. Bei den Einhufern und Wiederkäuern, am vollkommensten aber bei den Primaten, verbindet es sich mit einem besonderen Fortsatz des Stirnbeins und nimmt so an der äusseren Begrenzung der Augenhöhle wesentlichen Antheil. Dadurch wird die Orbita, welche bei allen unter den Säugethieren stehenden Vertebraten mit der Fossa temporalis in weitester Verbindung steht, bis auf einen kleinen Schlitz (Fissura orbitalis inferior) von jener abgeschlossen. Noch in weiter Communication stehen beide Höhlen bei Carnivoren, Chiropteren, Nagern und Anderen.

Welches Schicksal die knorpelige Einlage des ersten Visceralbogens der Säugethiere d. h. die Cartilago Mockelii erleidet, habe ich schon in der entwickelungsgeschichtlichen Einleitung kurz angedeutet und will dies nun ausführlicher besprechen. Das proximale Ende wächst in das an Stelle der ersten Kiemenspalte entstehende und jederseits in den Rachen ausmündende Cavum tympani hinein und schnürt sich zweimal ab, erstens zum Ambos und zweitens zum Hammer. Jener entspricht dem Quadratum, dieser dem Articulare der übrigen Wirbelthiere und man kann also sagen, dass Theile des primitiven Mandibularbogens, die sonst an der äusseren Peripherie des Schädels gelagert sind und zum Theil als Suspensorialapparat für den Unterkiefer fungiren, hier in das Innere des Kopfes verlegt werden, um in den Dienst des Gehörorgans zu treten. Somit wäre das Unterkiefergelenk der Säuger nicht homolog demjenigen der übrigen Vertebraten, bei welch' letzteren es sich um eine Articulatio quadrato-mandibularis resp. quadrato-articularis handelt[1]).

Eine Spur des ehemaligen Zusammenhangs zwischen dem Hammer und seinem Mutterboden, dem Meckel'schen Knorpel, bleibt lange Zeit erhalten, indem sich ein Fortsatz des Hammers, der sog. Processus folianus, durch die Glaser'sche Spalte zum Unterkiefer hinab erstreckt. Es ist dies ein im Perichondrium des Meckel'schen Knorpels entstehender Deckknochen, der dem Angulare der niedrigen Wirbelthiere entspricht (Kölliker). Hammer und Ambos treten unter sich sowohl, wie mit dem auf die bekannte Weise entstehenden Stapes in Gelenkverbindung und zwischen letzterem und dem Ambos tritt das kleine Linsenbein (Os lenticulare) auf. Der Stapes bildet sich in der Circumferenz eines Astes der Carotis interna, von dem er durchbohrt wird. Beim Igel, Maulwurf u. a. bleibt dieses Gefäss zeitlebens bestehen, bei den meisten Säugethieren aber geht es später zu Grunde, wodurch der Stapes das charakteristische, gefensterte Aussehen erhält (Salensky). Man unterscheidet demgemäss einen Bogen und eine erst secundär sich bildende, die Fenestra ovalis verschliessende Platte. Bei Monotremen allein bleibt der Stapes undurchbohrt (Reptilienähnlichkeit).

Die so gestaltete Kette von Gehörknöchelchen, welche sich zwischen

1) Eine andere Auffassung vertritt Albrecht (vergl. das Gehörorgan).

dem Trommelfell und dem Foramen ovale durch das Cavum tympani hindurchspannt, bildet einen der interessantesten Punkte der ganzen Morphologie und ich werde bei Besprechung des Gehörorgans auf diese Verhältnisse noch einmal zurückkommen.[1])

Da dem Unterkiefer durch die oben bekannt gegebene Metamorphose ein Suspensorialapparat fehlt, so gelenkt er, wie oben schon erwähnt, direct am Schädel und zwar in einer von dem Squamosum gebildeten Pfanne. An Stelle der bei niederen Wirbelthieren so zahlreich auftretenden Belegknochen des Meckel'schen Knorpels tritt bei Säugern nur noch ein mächtiges Dentale auf, während die übrigen Knochen nur noch andeutungsweise in Form von Fortsätzen persistiren.

Vom Meckel'schen Knorpel, der schon bei Sauropsiden eine sehr untergeordnete Rolle gespielt hat, verknöchert nur das vorderste Stück, die übrige Masse, welche zu einem bindegewebigen Strang degenerirt und schliesslich zu Grunde geht, nimmt am Aufbau des definitiven Unterkiefers keinen Antheil. Die beiden Unterkieferhälften bleiben bei vielen Säugern getrennt, bei andern verschmelzen sie zu einem Stück (Einhufer, Chiropteren, Primaten). Cetaceen und Monotremen fehlt ein Processus coronoideus, so dass hier der Unterkiefer eine ganz gerade Spange darstellt und dadurch eine sehr niedere Stufe documentirt.

Der Hyoidbogen verbindet sich proximalwärts mit dem Boden der Ohrkapsel und distalwärts mit dem dritten Visceral- d. h. mit dem ersten, eigentlichen Kiemenbogen. Die dazwischen liegende Strecke, anfangs knorpelig, kann ganz oder theilweise verknöchern, wird aber meistens fibrös oder ganz rudimentär. Das proximale Ende wird zum Processus styloideus des Felsenbeins, das distale zu den kleinen Hörnern des Zungenbeins. Letzteres baut sich im übrigen auf aus einem Mittelstück (Corpus) und den nach hinten davon abgehenden, sog. grossen Hörnern[2]). Jenes ist also als ein Basi-branchiale aufzufassen, während diese dem dazu gehörigen ersten Branchialbogen entsprechen. Der ganze, so gestaltete Zungenbeinapparat tritt durch eine Membran (Ligt. thyreo-hyoideum) in Verbindung mit dem oberen Rande des Kehlkopfes, dessen Schildknorpel im Blastem des IV. Visceralbogens entsteht, geht also Beziehungen ein, wie sie uns schon bei Amphibien begegnet sind.

Bei den Säugern sind die Zähne auf die Maxillaria, Praemaxillaria und den Unterkiefer beschränkt. Sie unterliegen nach Zahl, Form und Grösse starken Differenzen, die uns in dem Capitel über den Tractus intestinalis noch einmal beschäftigen werden.

Wie die Untersuchungen W. K. Parker's gelehrt haben, zeigt der Edentaten-Schädel viel nähere Verwandtschaft zu dem der Monotremen, als zu dem der Marsupialier. Bei den letzteren ist das Gaumengewölbe stark vertieft und erfährt im Alter an vielen Stellen eine Resorption

---

1) Eine klare übersichtliche Zusammenstellung der verschiedenen Ansichten von Reichert, Günther, Peters, Gegenbaur, Huxley, Parker und Bettany, Salensky und Fraser über die Entstehung der Gehörknöchelchen gab P. Albrecht (vergl. das Litteratur-Verzeichniss des Säugerschädels).

2) G. B. Howes hat bei Phocaena communis im Bereich der grossen Zungenbeinhörner paarig angeordnete kleine Knorpelchen nachgewiesen, die er als den letzten Rest eines zweiten (wirklichen) Branchialbogens deutet. Diese Knorpel besitzen ihre stärkste Entwickelung zur Zeit der Geburt.

seiner knöchernen Grundlage, so dass die dadurch entstehenden Fensterbildungen an den Sauropsidenschädel erinnern. Die Gaumenfortsätze des Os palatinum bestehen dabei aus einer grossen Zahl kleiner Stückchen und dasselbe gilt auch für den Vomer. Die vordersten von diesen bieten knöcherne Hüllmassen für die das Jakobson'sche Organ einschliessenden Knorpelkapseln. Das Schädel-Innere zeigt manche Abweichungen von dem Schädel der übrigen Säuger, während es sich andererseits dem Sauropsidenschädel nähert. Der Nervus opticus geht mit dem I. Trigeminus durch die Fissura orbitalis superior; der II. und III. Trigeminus haben ihre eigenen Löcher. Der knorpelige Schädel des Foetus besitzt einen soliden, einheitlichen Charakter und das gilt auch für den embryonalen Schädel der Monotremen, indem dieser in Manchem an den Chimären- und Selachier-Schädel erinnert. Eben dahin gehört auch das Kopfskelet der Insectivoren, wie vor allem für dasjenige von Talpa. Der Schädel der Insectivoren (Igel), zeigt enge Anschlüsse an den der Marsupialier, ja er besitzt da und dort noch ursprünglichere, an Ichthyopsiden erinnernde Charaktere. Bei Galeopithecus phillipensis, dem Repräsentanten einer besonderen Säugethier-Ordnung, findet sich allein unter allen Säugethieren noch ein kleines Parasphenoid (W. K. Parker).

Zusammenfassung der im vorigen Capitel über den Schädel gewonnenen Resultate.

Der Schädel ist nicht als eine Bildung sui generis, sondern als ein umgewandelter vorderer Rumpfabschnitt zu betrachten. Einerseits der Träger des Gehirns und der Sinnesorgane, andererseits in nächster Beziehung stehend zur Nahrungsaufnahme und zur Athmung, zerfällt er in zwei grosse Hauptabschnitte, ohne das es bis jetzt gelungen wäre, über seine Stammesentwicklung eine vollkommen befriedigende Erklärung zu erhalten. Ja es scheint fast, als drohte die Beantwortung dieser complicirten Frage mit jedem Jahr und je mehr wissenschaftliches Material zu Tage gefördert und angehäuft wird, eine schwierigere zu werden.

Bei den Cyclostomen, wo es sich offenbar um Rückbildungsprocesse handelt, zeigt der Schädelbau, wenn er auch in seiner Grundanlage von demjenigen der übrigen Vertebraten nicht abweicht, so viel Eigenthümliches, dass man zum Ausgangspunkt einer vergleichenden Betrachtung besser den Selachierschädel wählt. Hier besteht der das Gehirn umschliesende und die drei höheren Sinnesorgane in sich bergende Abschnitt, das sog. Cranium, aus einer einheitlichen knorpelig-häutigen Kapsel, an deren ventralem Umfang sich ein reiches, formell sehr variables Spangenwerk entfaltet, welches in Form des Palato-quadratum und des Unterkiefers den Mundeingang umrahmt, während weiter nach hinten eine stattliche Zahl von Kiemenbogen, welche als Träger der Respirationsorgane fungiren, den Vorderdarm umgreift. Dieser ganze Apparat wird dem **Cranium** als **Visceralskelet** gegenübergestellt.

Während es nun im Selachierschädel noch zu keiner eigentlichen Verknöcherung kommt, ist dies bei den Dipnoërn und Ganoiden bereits der Fall, wenn auch hier das Knorpelgewebe noch eine sehr grosse Rolle spielt. Dies gilt auch für die Teleostier, deren Schädel sich aus demjenigen der hartgepanzerten Knochenganoiden her-

ausentwickelt haben muss. Das Visceralskelet hat hier aber bereits eine Reduction erfahren, wogegen die Schädelknochen nach Zahl und Form eine so grosse Entfaltung zeigen, wie dies in der ganzen Vertebratenreihe, abgesehen von gewissen fossilen Amphibien und Reptilien, nicht mehr beobachtet wird. Zugleich kommt es bei Knochenganoiden und Teleostiern noch zu besonderen, das eigentliche Cranium umlagernden, aus zahlreichen Knochen aufgebauten Vorwerken, wie z. B. zu einem Kiemendeckel-, einem reichgegliederten Aufhänge-Apparat für den Unterkiefer, zu einer Pterygoidkette und einem Orbitalring.

Gegenüber diesem, ein ungemein complicirtes Gerüstwerk darstellenden Schädelbau erscheint das Kopfskelet der Amphibien, wie vor Allem dasjenige der Urodelen ungemein einfach und ungleich ärmer an Knochen. Zugleich tritt die Bezahnung, sowie der Kiemenbogenapparat viel mehr zurück, was namentlich für die Anuren gilt. Gegenüber diesen negativen Charakteren aber kommt es im Bereich der höheren Sinnesorgane, wie z. B. in der Riechhöhle (Muschelbildungen, Choanen), und im Gehörorgan (Fenestra ovalis, Cavum tympani) zu neuen Erwerbungen, welche besonders bei Anuren zu einer reichen Ausgestaltung der betreffenden Schädelabschnitte führen können.

Wenn ich oben sagte, dass der Visceralapparat bei den Amphibien, und speciell bei den höheren Formen, welche lungenathmend sind, mehr zurücktrete, so hatte ich dabei nur die Zahl der Kiemenbogen im Auge und es erübrigt deshalb, daran zu erinnern dass speziell der Zungenbeinapparat, in Folge funktioneller Anpassung (Erhaschen der Beute durch die Zunge) eine sehr mannigfache Aus- und Umbildung erfahren kann.

Im Larvenstadium noch eine sehr grosse Rolle spielend, treten die knorpeligen Elemente bei erwachsenen Thieren nicht mehr so stark hervor wie im Fischschädel, immerhin aber erreicht die Knochenstructur noch lange nicht jenen festen und soliden Charakter, wie ihn der Reptilienschädel aufweist.

Hier finden sich im ausgewachsenen Zustand nur noch sehr unbedeutende Knorpelspuren und der Visceralapparat tritt, da es sich ja hier nicht einmal mehr im Jugendzustand um eine respiratorische Function desselben handelt, bei erwachsenen Thieren ganz in den Hintergrund, und dies gilt auch für den Vogel- und Säugethierschädel. Zugleich kommt es bei letzteren zu einem wichtigen Funktionswechsel des Visceralapparates, indem sich ein Theil desselben in schallleitende Knöchelchen umwandelt und so in den Dienst des Gehörapparates tritt.

Die Bezahnung ist eine kräftigere und die Schädelhöhle kommt, der grösseren Hirnanlage wegen, zu stärkerer Ausdehnung und rückt immer mehr über die Riechhöhle empor, so dass sich die Lageverhältnisse zwischen beiden wesentlich anders gestalten als bei den Anamnia, wo es sich — und auch viele Reptilien gehören noch hierher — um eine Hintereinanderlagerung der beiden Räume handelt. Hand in Hand mit jenem Verschiebungsprocess geht die Bildung eines eigentlichen Gaumengewölbes, welches sich zwischen die Schädelbasis und den Boden der Mundhöhle einschiebt. Während bei Fischen, wie z. B. bei Teleostiern, jeder die Mundhöhle begrenzende Knochen Zähne tragen kann, tritt hierin schon bei Amphibien, noch mehr aber bei Reptilien und Säugern eine

grosse Beschränkung auf, so dass bei den letzteren nur noch der Ober-, Zwischen- und Unterkiefer bezahnt erscheint.

6. Gliedmaassen.

Mit Ausnahme der Frage nach der Phylogenese des Kopfskeletes ist kaum eine andere in der Morphologie so vielfach discutirt worden, wie diejenige nach der Stammesgeschichte der Gliedmaassen.

Zwei Ansichten stehen sich schroff gegenüber, die eine kann man als die Thacher-Mivart-Balfour-Haswell-Dohrn'sche, die andere als die Gegenbaur'sche bezeichnen. Letztere ist die ältere und soll daher auch zuerst näher präcisirt werden.

Das Kiemenskelet der Selachier besteht aus knorpeligen, mit sogenannten Strahlen besetzten Bogen, Fig. 82, 118, **A**.

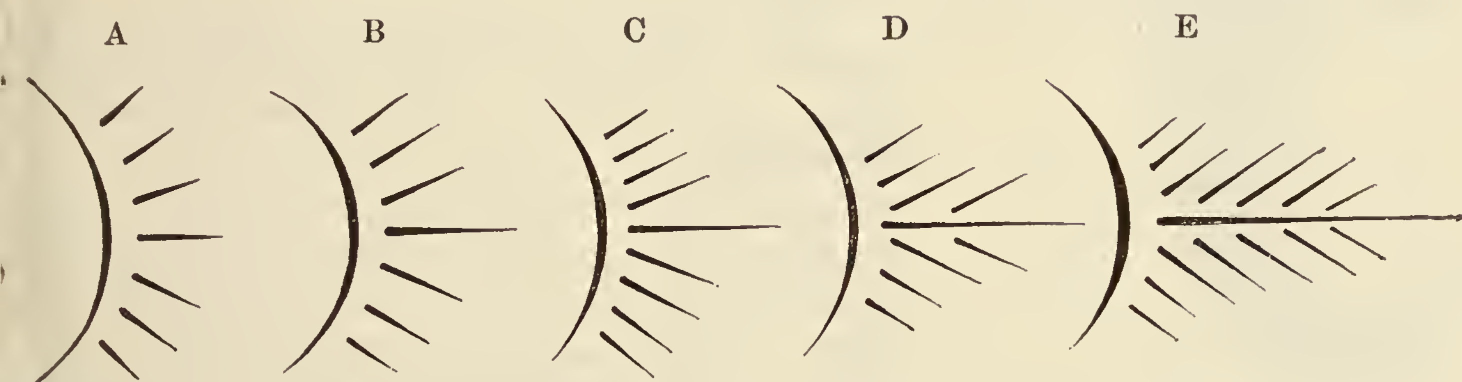


Fig. 118. Schematische Darstellung der Entstehung der paarigen Gliedmaassen nach Gegenbaur. Vergl. den Text.

Eine dieser Strahlen übertrifft die andern an Länge Fig. 118, (**B**) und kann selbst zum Träger ihrer kleineren Nachbarn werden (**C, D**). So bekommen wir also einen dem Kiemenbogen aufsitzenden Hauptstrahl, der jederseits secundäre Strahlen trägt (**E**). Dieses Strahlensystem, welches die Grundform der freien Extremität, das sog. **Archipterygium** darstellt und dem wir später in der Ceratodusflosse (Fig. 119) wieder begegnen werden, kann zum Ausgangspunkt dienen für die paarigen Gliedmaassen sämmtlicher Wirbelthiere. Stets handelt es sich dabei um einen mehr central gelagerten Theil, d. h. um den aus den Kiemenbogen hervorgegangenen **Extremitätengürtel** und ein peripher sich anreihendes, biseriales Strahlensystem, aus dem die **freie Extremität** hervorgeht.

Gesetzt nun den Fall, dass eine derartige Bildungsweise des Schultergürtels und der Brustflosse thatsächlich bei den Vorfahren der heutigen Knorpelfische stattgefunden hätte, würde dann damit zugleich auch eine Erklärung für den Beckengürtel und die Bauchflosse, d. h. also für die hintere Extremität gegeben sein? —

Gegenbaur sucht über diesen heiklen und schwierigen Punkt dadurch hinwegzukommen, dass er auf Grund der in der Vertebratenreihe häufig zu constatirenden Verschiebungsmöglichkeit des Schulter- und Beckengürtels, letzteren als einen nach hinten gewanderten Kiemenbogen auffasst. Daraus folgt für ihn eine complete Homologie der beiden Extremitäten-Gürtel, sowie der freien Extremität.

Ich habe schon in der ersten Auflage dieses Buches meine Bedenken über diese Hypothese geäussert und ich muss gestehen, dass sie mir, je mehr ich im Lauf der letzten Jahre darüber nachgedacht habe, immer

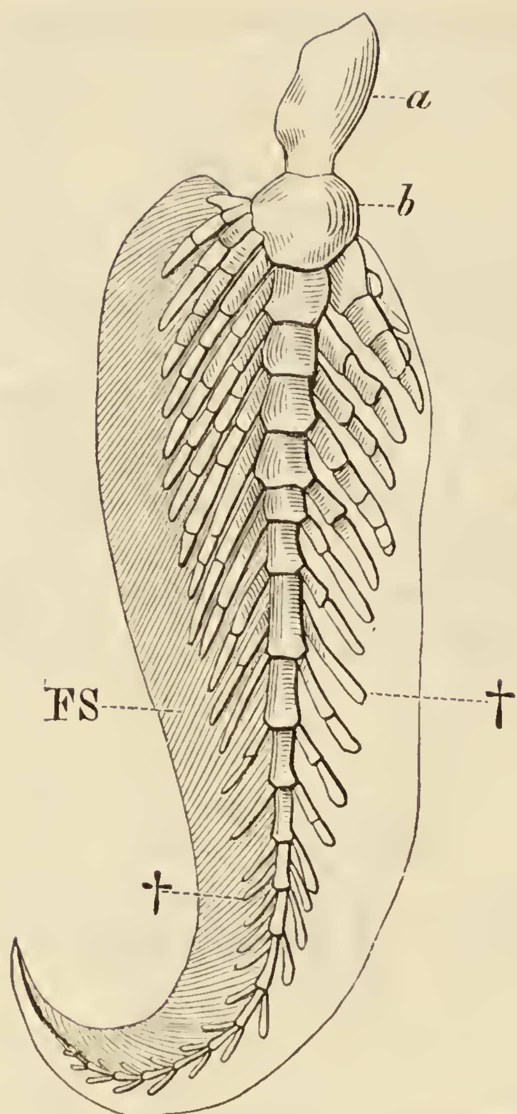


Fig. 119. Brustflosse von Ceratodus Forsteri. *a, b* Die zwei ersten Gliedstücke des axialen Hauptstrahles, †† Nebenstrahlen, *FS* Hornfäden, welche nur auf einer Seite dargestellt sind.

unwahrscheinlicher erschienen ist. Die andere Ansicht dagegen gewinnt, auf Grundlage entwicklungsgeschichtlicher Studien von Tag zu Tag stärkere Stützen und lässt sich als diejenige bezeichnen, welche das verwickelte Problem auf viel ungezwungenere und natürlichere Weise zu erklären berufen sein wird, als die Gegenbaur'sche Hypothese.

Der nun folgenden Darstellung lege ich im Wesentlichen die Arbeiten A. Dohrn's zu Grunde, denn sie haben auf die Lösung dieser Frage den schwerwiegendsten Einfluss ausgeübt.

Bei jungen Selachier-Embryonen handelt es sich um das Auftreten gewisser, schon von Balfour und Andern constatirter **Hautfalten**, um eine unpaare dorsale und um eine paarige seitliche. Was zunächst die letztere betrifft, so entsteht sie jederseits hinter der letzten Kiemenspalte und zieht von hier aus der Art nach rückwärts, dass sie sich allmählig auf die Ventralfläche begiebt und, mit ihrem Gegenstück verschmelzend, schwanzwärts fortläuft, bis sie schliesslich in die unpaare dorsale Falte umbiegt (Fig. 120, **A**, *SS*¹, *D*). Aus jener lateralen Falte entstehen nun die paarigen Gliedmaassen, d. h. die Brust- und Bauchflosse (Fig. 120, **B** *Br F* und *B F*), dadurch, dass aus den betreffenden Körpermetameren je zwei Muskelknospen aussprossen, welche sich später abschnüren und wovon sich jede wieder in

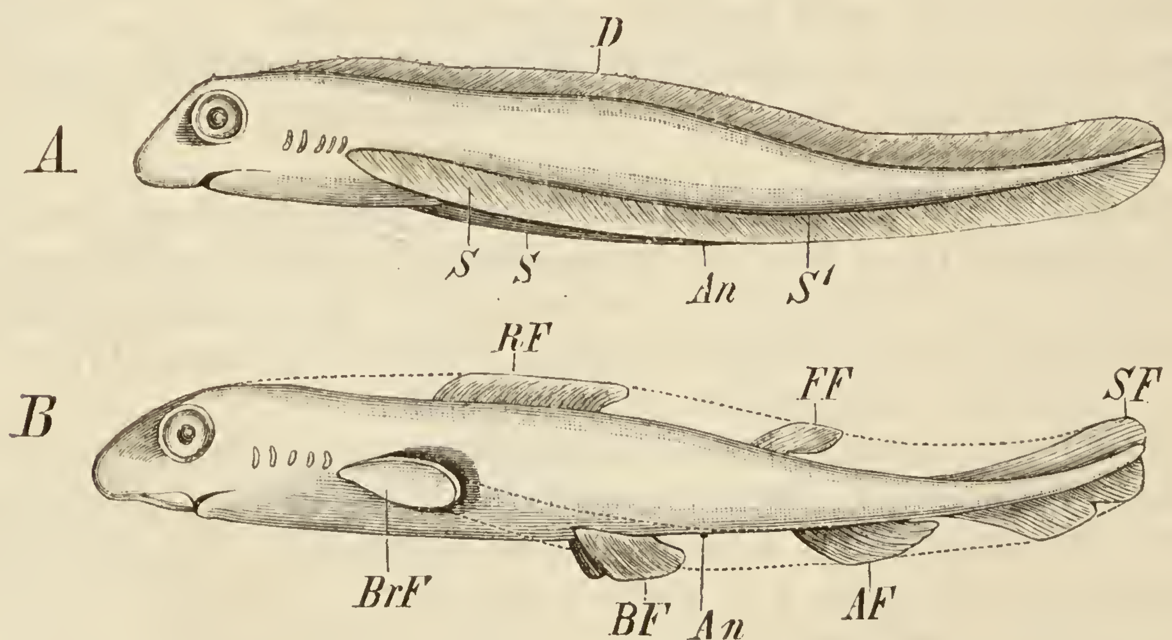


Fig. 120. Schematische Darstellung der Entwicklung der paarigen und unpaaren Flossen.

A Die noch continuirliche Seiten- und Rückenfalte, *S S*, *D*. *S*¹ bezeichnet die Stelle, wo die Seitenfalte hinter dem After (*An*) ventralwärts verläuft.

B Die definitiven Flossen. *RF* Rücken-, *BrF* Brust-, *BF* Bauch- oder Beckenflosse, *AF* Anal-, *SF* Schwanz-, *FF* Fettflosse, *An* After.

ein dorsales und ein ventrales Bündel spaltet. Zwischen den beiden entsteht dann je ein Knorpelstrahl und dazu gesellt sich der zugehörige Nerv. Später kommt es dann an derjenigen Stelle der Seitenfalten, wo die Brust- und Bauchflosse sich bildet, zu lappigen Verbreiterungen (Fig. 120, B) und da diese stets eine grössere Anzahl von Muskelknospen, Knorpelstrahlen und Nerven in convergirender Richtung in sich vereinigen, so kann man die Extremitäten für ursprünglich **metamere Bildungen** erklären und die Seitenfalten in metamerisch getrennte Fortsätze der Segmente, d. h. in **Parapodien** im Sinne der Ringelwürmer auflösen.

Eine wesentliche Stütze erhält diese Anschauung dadurch, dass auch die zwischen Brust- und Bauchflossen liegenden Metameren, genau wie die für die Flossenmuskulatur in Betracht kommenden Myotome, in embryonaler Zeit je zwei Muskelknospen produciren, die aber im Laufe der Entwicklung wieder zu Grunde gehen.

Was nun den postanalen Abschnitt der Seitenfalten (Fig 120, A, S^1) betrifft, so lässt sich auch hier (bei Teleostiern) das Einsprossen von Muskelknospen aus den Metameren nachweisen und daraus glaubt Dohrn schliessen zu dürfen, dass auch dieser unpaare Theil früher einmal eine paarige Anlage besessen haben müsse. Dies wäre in jener Zeit der Fall gewesen, wo der postanale (Schwanz-) Darm noch funktionirte und weit hinten am Urende des ganzen Körpers ausmündete. Später dann, als jener der Rückbildung verfiel und weiter vorne der definitive After sich bildete, rückten die beiden Falten in der ventralen Mittellinie zu einer unpaaren Falte, aus der später die Afterflosse (Fig. 120, B, *AF*) und der ventrale Abschnitt der Schwanzflosse hervorgeht, zusammen.

Die sogenannten **Rückenflossen** werden gewöhnlich als unpaare Gebilde aufgefasst und als solche legen sie sich auch schon in embryonaler Zeit an, allein Dohrn zeigte, dass auch ihre Muskulatur durch Abwerfen oder Abschnürung von Muskelknospen aus dem dorsalen Theil der Myotome entsteht. Somit lag — so folgert Dohrn weiter — die dorsale Flosse ursprünglich nicht in der Mittellinie, sondern ist aus zwei seitlichen entstanden. Wie nun bauchwärts das Eingehen des Schwanzdarmes, so hat dorsalwärts die Aufbiegung des ursprünglich plattenförmigen Rückenmarkes zu einem Rohre die anfangs stark seitlich gelegenen Falten einander bis zur Verschmelzung genähert.

Mit letzterer Behauptung stehen wir selbstverständlich noch auf dem Boden der reinen Hypothese und dasselbe gilt auch für die Deutung, welche gewisse Bildungen am Schwanz von Pristiurus- und Scyllium-Embryonen von Seiten Paul Mayer's erfahren haben.

Es handelt sich hier nemlich um eine Reihe knopfartiger Protuberanzen („Hautknöpfe"), welche in einer Doppelreihe je an der ventralen und dorsalen Fläche des Schwanzes angeordnet sind, und die von hinten nach vorne zu entstehen. P. Mayer macht selbst auf gewisse Uebereinstimmungen dieser Gebilde mit der Anlage von Hautzähnen aufmerksam, glaubt ihnen aber, ihrer Beziehung zur einwachsenden Muskulatur wegen, eine besondere Stellung anweisen zu sollen. Kurz er erblickt in ihnen „unzweifelhafte Spuren" von Anneliden-Parapodien, also von streng segmentalen Bildungen und spricht von einem „Wirbelwurm".

Da nun P. Mayer selbst ausdrücklich betont, dass die einwachsende „Muskulatur" nicht über den Charakter von embryonalem Ge-

webe hinauskommt, dass also jene Organe nie bewegt werden, so fordert dies doch zu grosser Vorsicht bei ihrer Beurtheilung auf und ich muss gestehen, dass ich für meine Person vorderhand lieber an der Deutung derselben im Sinne von abortiven Hautzähnen oder Hautknochenplatten festhalten möchte. Immerhin aber handelt es sich um eine sehr bemerkenswerthe Erscheinung und es sei noch erwähnt, dass es sich bei Scyllium stellare um 60, bei Scyllium canicula um gegen 40 und bei Pristiurus melanostomus um etwas über 20 derartige Organe handelt.

Wann bei Pristiurus die Rückbildung beginnt, ist bis jetzt nicht bekannt, sicher ist aber, dass bei den beiden Scylliumarten nicht nur etwa die Knöpfe, sondern das ganze Schwanzstück, auf dem sie sitzen, eingeht d. h. abgestossen oder resorbirt wird.

Auch am Dorsaltheil des Rumpfes will P. Mayer ähnlichen Organen begegnet sein, doch sollen hier jegliche Beziehungen zur Muskulatur fehlen.

Wenn auch — und Dohrn selbst ist sich dessen wohl bewusst — in der eben vorgetragenen Ansicht über die Entwicklung der Gliedmaassen noch manche Lücken auszufüllen sind und diese und jene Punkte noch einer Verbesserung bedürftig erscheinen, so ist doch nicht zu verkennen, dass wir uns dabei auf einem ungleich solideren Boden bewegen, als dies bei dem uniserialen oder biserialen Archipterygium Gegenbaur's und Huxley's, welches von Seiten der Entwicklungsgeschichte nicht die geringste Stütze erhält, der Fall ist. Embryologische Studien an Selachiern haben zur Genüge erwiesen, dass es sich bei den paarigen Extremitäten ursprünglich weder um einen Haupt- noch um Nebenstrahlen handelt, sondern ganz wie bei den unpaaren Flossen, um gleichmässige, nebeneinander liegende Strahlen. Das, was Gegenbaur als Basipterygium bezeichnet, ist von Hause aus keine einheitliche Bildung, sondern hervorgegangen zu denken aus den sehr nahe aneinander liegenden und secundär mit einander verschmelzenden Basen der Flossenstrahlen.

Der Schultergürtel von Selachier-Embryonen hat ursprünglich mit der Brustflosse gar nichts zu schaffen; er entsteht am vordersten Rande der letzteren, zwischen ihr und den Myotomen des Rumpfes und umgreift in rascher Entwicklung fast den ganzen Umfang des Körpers dorsalwärts, wie ventralwärts. Es handelt sich also nicht, wie man früher annahm, um eine Ab-, sondern vielmehr um eine Angliederung der freien Flosse an den Schultergürtel.

Ganz im Gegentheil dazu steht nach Dohrn die Beckenflosse, woran kein Theil existirt, der homolog oder homodynam mit dem Schultergürtel wäre. Es lässt sich also von einem eigentlichen Beckengürtel im Sinne einer, unabhängig von den Flossenstrahlen, wie der Schultergürtel, d. h. getrennt sich anlegenden Bildung bei Haien überhaupt nicht reden; die knorpeligen Theile desselben resultiren nur aus einer Verschmelzung der basalen Portionen der Flossenstrahlen der Beckenflosse. Was aber den freien Theil der letzteren betrifft, so fällt er, wie früher schon auseinandergesetzt wurde, unter denselben genetischen Gesichtspunkt, wie die Brustflosse.

Ehe ich mich nun zur speciellen Betrachtung der Gliedmaassen wende, will ich noch ausdrücklich bemerken, dass ich die von Gegenbaur eingeführten Bezeichnungen der einzelnen Skelettheile, wie z. B.

Pro-, Meso-, Metapterygium, Radien oder Strahlen etc. beibehalten werde. Die Ausdrücke aber, wie Haupt- und Neben- oder secundäre Strahlen sind natürlich auf Grund der obigen Auseinandersetzungen nunmehr nur noch rein figürlich und nicht mehr unter genetischem Gesichtspunkt aufzufassen.

a) Unpaare Gliedmaassen.

Die oben besprochene dorsale und ventrale Hautleiste (Fig. 120, **A**, *SS*, *D*) kann entweder in continuo erhalten bleiben oder es tritt in der Art ein Reductionsprocess auf, dass nur gewisse Stellen persistiren, weiter auswachsen und so das darstellen, was man mit **Rücken-**, **Fett-**, **Schwanz-** und **Afterflosse** bezeichnet (Fig. 120, **B**).

Auch zu ihnen treten, wie schon erwähnt, nicht nur Nerven und Muskeln, sondern auch Skelettheile in Beziehung, welch' letztere man als Flossenträger bezeichnet (Fig. 121, *FT*). Diese dienen, den Spitzen der Processus spinosi (*DF*) aufsitzend, gewissermaassen als Commissuren zwischen der Wirbelsäule und den in der Flosse selbst liegenden Stützelementen (*FS*). Das Skelet der unpaaren Flossen entwickelt sich gänzlich unabhängig von demjenigen des Axenskelets d. h. der Wirbelsäule, und tritt mit letzterer erst secundär in Verbindung. Diese wird bei der Schwanzflosse eine besonders innige und feste, woraus für den sich schlängelnden Fisch ein hochwichtiges, propulsatorisches Organ resultirt. Ja es liegt darin geradezu der Hauptbewegungsapparat des Fisches in der Horizontalen. Die paarigen Flossen spielen nur mehr eine secundäre Rolle. Die das Skelet der unpaaren Flossen componirenden Stäbe sind gewöhnlich nach Wirbeln in metamerem Sinne vertheilt und können entweder knöchern (Teleostier und Knochenganoiden) oder knorpelig (Knorpelganoiden) oder endlich gemischter Natur sein, wie bei Dipnoërn, wo ein im Perichondrium entstehender dünner Knochenmantel einen centralen Knorpelstab umhüllt. Bei Selachiern kann man nicht von eigentlichen Flossenträgern reden, indem hier zwischen der Wirbelsäule und dem eigentlichen, knorpeligen Flossenskelet, den sog. Flossenstrahlen, gewöhnlich ein weiter Zwischenraum existirt. Dies gilt jedoch nur für die Dorsalis und Analis. Bei der Caudalis ist der Verband mit der Wirbelsäule ein inniger. Die oft reich gegliederten, formell und in ihrer Zahl sehr verschiedenen Knorpelstrahlen in den unpaaren Flossen der Selachier sind meist nur auf den Anfang der Flosse beschränkt; die Hauptmasse dagegen wird durch die gleich zu erwähnenden Hornfäden dargestellt. Letztere sind strukturlose, dem Mesoderm entstammende Gebilde, welche auch bei den paarigen Flossen eine grosse Rolle spielen und zur Verbreiterung des ruderartigen Locomotionsorgans dienen. Alle Flossenstrahlen, mögen sie knorpeliger oder knöcherner Natur sein, entstehen ursprünglich paarig, sodass je zwei Strahlen unter mehr oder weniger inniger Verschmelzung enge zusammenliegen. Stets

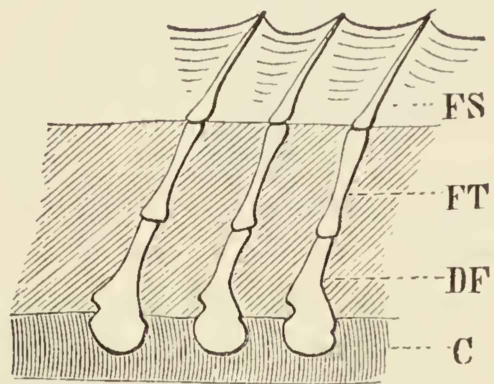


Fig. 121. Stück der Wirbelsäule von Protopterus, seitliche Ansicht. *C* Chorda, *DF* Dornfortsätze, *FT* Flossenträger, *FS* Flossenstrahlen.

werden die Flossenstrahlen durch eine derbe, fibröse Haut vereinigt, welche sie jedoch an ihrem freien Rand überragen können, um durch einen besonderen Mechanismus als Waffe und vielleicht auch als Schreckmittel aufgerichtet und festgestellt zu werden (Barsch). Ohne jegliche stützende Strahlen ist die den meisten Scopelinen, Characinen, Siluroiden, sowie allen Salmoniden zukommende **Fettflosse** (Pinna adiposa); dieselbe ist, ähnlich wie die Selachierflossen, von hellen, oben und unten zugespitzten Hornstäbchen gestützt.

Dem Amphioxus sowie den Cyclostomen kommen nur unpaare Flossen zu, allein es lässt sich durch entwicklungsgeschichtliche Studien (an Petromyzonten) nachweisen, dass sich auch jene als paarige Organe anlegen, woraus weiter gefolgert werden kann, dass auch die Cyclostomen früher paarige Flossen, also Brust- und Bauchflossen, besessen haben müssen, die dann bei dem allgemeinen Degenerations- und Reductionsprocess, den die Cyclostomen durchgemacht haben, auch wieder verschwunden sind (A. Dohrn).

Eine Spur der verschwundenen Brustflosse nachzuweisen, ist Dohrn nicht gelungen, allein er ist geneigt, die zwei die Afteröffnung umschliessenden Wülste bei Petromyzonten als die Reste der Beckenflosse und die für die Ausstülpung des Penis bestimmte Muskulatur als ein Derivat der Urwirbel und zugleich als ein Homologon der Muskulatur der Beckenflosse der übrigen Fische zu betrachten.

Spuren der unpaaren Gliedmaassen trifft man auch noch bei **Amphibien** und zwar entweder zeitlebens (Ichthyoden und manche Salamandrinen) oder nur in der Larvenperiode (Urodelen, Gymnophionen). Sie bestehen hier aus einem continuirlichen, namentlich bei Tritonen während der Fortpflanzungszeit stark entwickelten Hautsaum am ventralen und dorsalen Umfang des Schwanzes, der sich auch noch über den ganzen Rücken in Form eines Kammes bis gegen den Kopf verlängern kann. Es muss jedoch als Hauptunterschied von den entsprechenden Gebilden der Fische scharf hervorgehoben werden, dass bei Amphibien nie feste, weder vom Ento- noch vom Exoskelet gelieferte Elemente darein eingehen. Ob bei Reptilien auch noch Spuren von unpaaren Gliedmaassen vorkommen, muss dahingestellt bleiben und was bei höheren Thierformen (Cetaceen) daran erinnern könnte, ist als secundär erworben aufzufassen.

Es mag hier noch eines Gebildes gedacht werden, das sich auf der Dorsalseite des Kopfes gewisser Fische (Echeneis remora) findet und das man als **Haftscheibe** bezeichnet. Dasselbe ist in morphologischer Beziehung als Theil einer transformirten Rückenflosse aufzufassen und man kann dies nicht nur aus der skeletogenen Grundlage, sondern auch aus den Muskeln, Gefässen und Nerven (I. Cervicalnerv) erschliessen. Der ganze Apparat besteht aus zwei Reihen nebeneinander liegender Hornkämme, die sich wie die Glieder einer Jalousie aneinanderschliessen und durch eine sehr complicirte Muskulatur der Art regiert werden, dass sich luftleere Räume erzeugen, mittelst deren sich das Thier nach Art eines Schröpfkopfes, zum Zweck der Reisebeförderung, ansaugen kann.

Ein ähnlich wirkender Saugapparat entsteht bei Liparis barbatus (aus der Familie der Discoboli) durch Umwandlung des Skelets und der Musculatur der hinteren Extremität.

b) Paarige Gliedmaassen.

Sie sind an kein bestimmtes Körpersegment gebunden, sondern zeigen sowohl in ihren Lagebeziehungen zum Rumpf, als auch bezüglich der in sie eintretenden Zahl von Nerven ein äusserst schwankendes Verhalten.

An der vorderen, wie an der hinteren Extremität unterscheidet man, wie schon aus den früheren Betrachtungen zu ersehen war, einen dem Rumpf angelagerten, centralen, spangenartigen Abschnitt, d. h. einen **Schulter- und Beckengürtel.** Jeder dieser beiden zerfällt in einen dorsalen und in einen ventralen Abschnitt und auf der Grenze zwischen beiden gelenkt die vom Rumpfe abstehende, **freie Extremität** (Fig. 122 *Sd, Sv, F*).

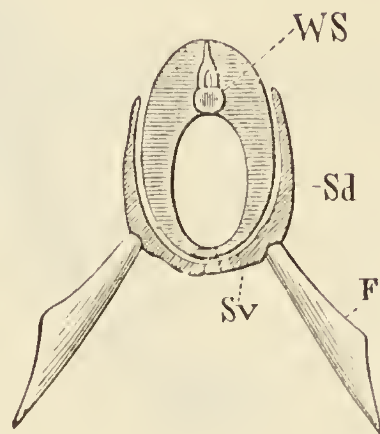


Fig. 122. Schematische Darstellung des Schultergürtels und der Brustflosse. *WS* Wirbelsäule, *Sd*, *Sv* dorsales und ventrales Stück des Schulterbogens, *F* freie Extremität (Brustflosse).

Schultergürtel.

Fische.

Bei den **Acraniern** und **Cyclostomen** fehlt, wie früher schon erwähnt, mit den paarigen Gliedmaassen auch ein Becken- und Schultergürtel oder es sind doch nur noch, falls sich die Dohrn'schen Befunde an Petromyzonten bestätigen sollten, schwache Spuren davon vorhanden.

In Form eines ventral geschlossenen Knorpelbogens tritt der Schultergürtel bei **Selachiern** auf. Seine oberen Enden sind meist verjüngt und laufen in zwei, oft sehr lange, wie Ochsenhörner gestaltete Spitzen aus (Heptanchus), die in der Rumpfmuskulatur hinter dem Kiemenkorb befestigt sind und sich mehr oder weniger weit seitlich emporerstrecken. Bei Rochen kommt es zu einer Verbindung des Schultergürtels mit der Wirbelsäule.

In der Gegend, wo die Flosse articulirt, zeigt sich der Schultergürtel (Fig. 123, *SB*) aufgetrieben, von verschiedenen, typisch angeordneten Nervenlöchern (*NL*) durchbohrt und mit einer nach hinten und aussen schauenden, knopfartigen Prominenz oder einer Leiste versehen.

Abwärts von dieser Stelle verjüngt sich der Knorpel aufs Neue und hängt oft durch eine, zuweilen dünne Commissur, die sogar fibröser Natur sein kann, mit der andern Seite zusammen, so dass die bei Ganoiden erfolgende gänzliche Trennung in zwei Hälften bei Haien schon angebahnt ist. Ist auch am Schultergürtel der Selachier keine scharfe Gliederung in ein ventrales und ein dorsales Stück nachzuweisen, so ist man doch nach Vergleichung mit demjenigen der höheren Formen berechtigt, den oberhalb der Articulationsstelle gelegenen Abschnitt als einer **Scapula** und den ventralen als einem **Coracoid** homolog zu erklären.

Die oben erwähnten Nervenlöcher können sich, wie Gegenbaur dargethan hat, erweitern und so Muskeln zur Einlagerung dienen, was

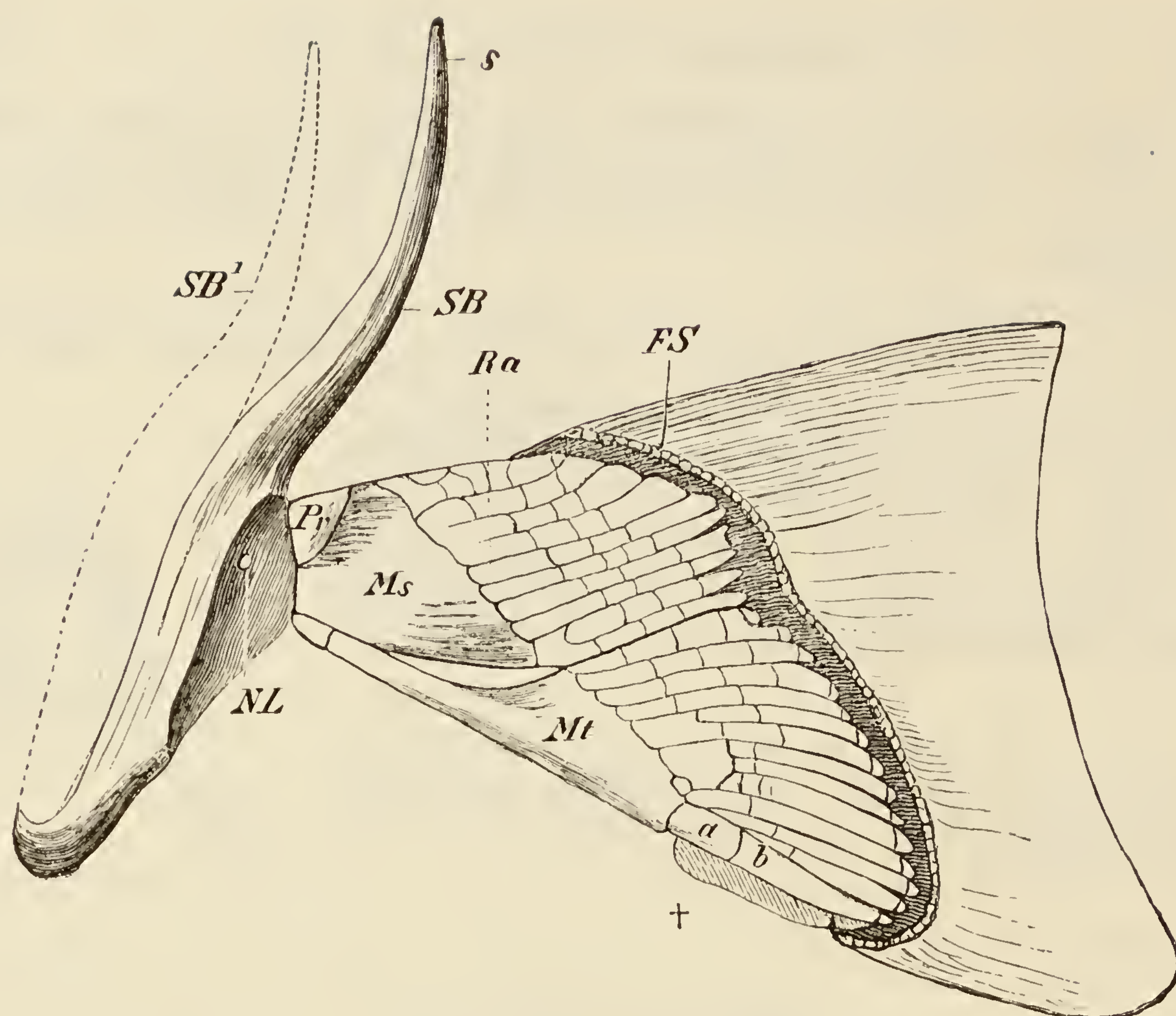


Fig. 123. Schultergürtel und Brustflosse von Heptanchus. *SB*, *SB*¹ Schultergürtel, bei *NL* von einem Nervenloch durchbohrt, *Pr*, *Ms*, *Mt* die drei Basalstücke der Flosse, das Pro-, Meso- und Metapterygium *Ra* knorpelige Flossenstrahlen (Radien), *a*, *b* in der Axe des Metapterygiums liegender Hauptstrahl der Flosse, † jenseits des letzteren liegender Strahl (Andeutung eines biserialen Typus), *FS* durchschnittene Hornfäden.

bei Rochen, deren Schultergürtel dadurch bedeutend modificirt und wie gefenstert wird, am stärksten zur Ausprägung gelangt. Sie geben uns Fingerzeige vom höchsten Werth ab für Beurtheilung des Schultergürtels der **Ganoiden**, zu dem wir uns jetzt wenden wollen.

Was ihn sofort von demjenigen der Selachier unterscheidet, das ist der Umstand, dass der knorpelige, primäre Schultergürtel in den Hintergrund tritt gegenüber einer Reihe knöcherner Gebilde, die jetzt in die Zusammensetzung desselben eingehen und die man alle zusammen als secundären Schultergürtel bezeichnen kann (Gegenbaur). Immerhin aber bleibt der medianwärts davon liegende knorpelige Theil mit dem Schultergürtel der Selachier homologisirbar. Während dieser bei Knochenganoiden nicht mehr den Namen eines Gürtels verdient, indem er den umgebenden Knochenplatten gegenüber sehr in den Hintergrund tritt und mehr oder weniger ossificirt, ist er bei Knorpelganoiden sehr ansehnlich entwickelt, endigt aber nach oben nicht frei, und legt sich auch nicht etwa an die Wirbelsäule an, sondern biegt nach vorne um und verbindet sich mittelst eines besonders abgegliederten Stückes mit dem Schädel (Fig. 124 *a*)[1].

Die Hauptmasse des primären Schultergürtels stellt bei Knorpelganoiden eine schlanke Knorpelspange dar, an der man von der Articulationsstelle für die Flosse (Fig. 124, *O*, Fig. 125, *GK*) ausgehend, drei Fortsätze, einen oberen dorsalen, einen unteren ventralen und einen vorderen unterscheiden kann (*S*, *Co*, *Cl*).

1) Eine Abgliederung des obersten Schultergürtelendes kommt auch schon bei Selachiern vor (Acanthias).



Fig. 124. Schultergürtel von Acipenser ruthenus. (Rechte Seite von innen.) Ueber die Buchstabenerklärung vergl. den Text und die Fig. 125.

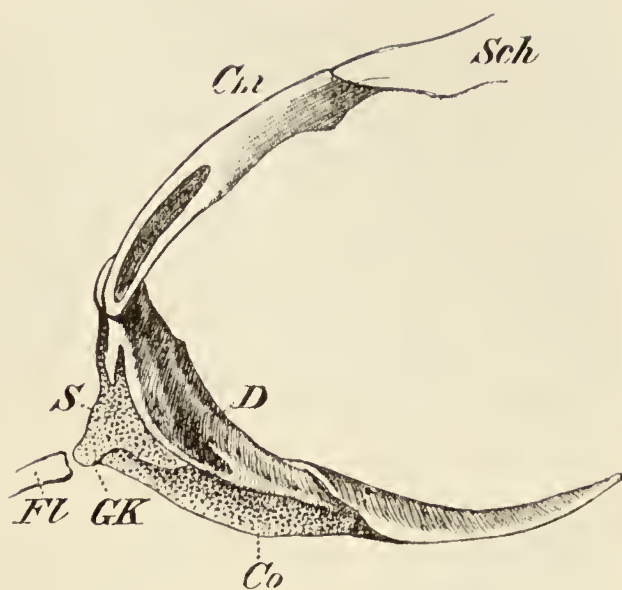


Fig. 125. Schultergürtel von Spatularia. (Rechte Seite von aussen) *O* und *GK* Articulationsstelle für die Flosse (*Fl*), *S* Scapulare, *Co* Coracoid, *Cl* Clavicula, *a* Knorpeliges Verbindungsstück mit dem Schädel. Die Pfeile oberhalb und unterhalb von *Cl* bedeuten freie Lücken, die sich zwischen dem knorpeligen Schultergürtel und den äusseren Deckknochen befinden. *D* Deckknochen des Schultergürtels, *Cm* Knochenplatte, welche die Verbindung mit dem Schädel (*Sch*) vermittelt.

Der erste entspricht dem **Scapulare**, der zweite dem **Coracoid** und der dritte der **Clavicula** (Götte) (**Procoracoid**, Gegenbaur) der Urodelen resp. aller über den Fischen stehenden Wirbelthiere (vergl. Fig. 128). In der Ventrallinie läuft der Coracoidfortsatz zugespitzt aus, ohne sich mit dem der anderen Seite in der Mittellinie zu vereinigen. Gleichwohl aber findet eine sehr feste Verbindung beider Schultergürtelhälften medianwärts von Seiten der Knochen statt. Letztere umscheiden den Knorpel von seiner lateralen und ventralen Seite; in der Vierzahl zu einer continuirlichen Kette vereinigt, zeigen sie auf ihrer Aussenfläche bei Sturionen die dem Hauptpanzer der Ganoiden charakteristische, rauhe Skulptur, während sie auf ihrer Vorderseite glatt und von der Schleimhaut der Kiemenhöhle überzogen sind. Spatularia zeigt hiervon keine principielle Abweichung, nur liegt hier, ähnlich wie bei Polypterus, der schlanke, knorpelige Theil des Schultergürtels (Fig. 125, *S, Co*) eine Strecke weit frei und die ihn einscheidenden Knochen sind viel zarter, länger gestreckt, mehr lamellös und schieben sich schienenartig über einander (Fig. 125, *Cm, D*). Die Knochen des Schultergürtels der Ganoiden, wenigstens diejenigen von Acipenser sturio und ruthenus, mit Ausnahme der äusseren, an der Körperoberfläche befindlichen Lamelle, welch' letztere ein Product des Integumentes ist, sind im Anschluss an den Knorpel resp. dessen Perichondrium entstanden zu denken. Sie sind also keine Derivate von Dermalverknöcherungen und ebensowenig fällt demnach die sog. Clavicula der Teleostier und höheren Vertebraten unter diesen Gesichtspunkt, indem auch sie vom Perichondrium aus entstanden zu denken ist (E. Göldi).

Die **Teleostier** schliessen sich im Bau ihres Schultergürtels an die Knochenganoiden an und die bei letzteren schon eingeleitete bedeutende Reduction der primären (knorpeligen) Theile erreicht dort noch einen höheren Grad, so dass man an diesen keinen supra- und infraglenoidalen Abschnitt mehr unterscheiden kann.

Wie bei den Ganoiden, so ist auch hier der knöcherne Schultergürtel in der Regel mit dem Schädel durch eine Knochenkette verbunden und ebenso tritt das grösste Stück dieser Kette (Gegenbaur's „Clavicula") in nächste Beziehung zum primären Schultergürtel, d. h. fungirt als dessen Träger.

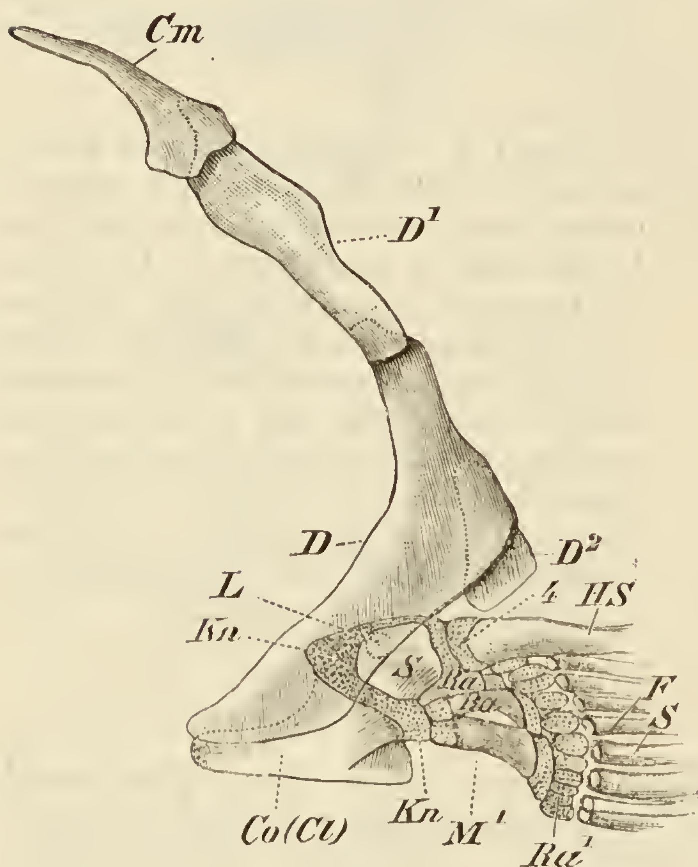


Fig. 126. Schultergürtel und Brustflosse der Bachforelle (Linke Seite von aussen). *D*, D^1, D^2 Knochenkette des secundären Schultergürtels, mit dem Schädel durch das Stück *Cm* verbunden, *S*, *Co* (*Cl*) knöchernes Scapulare und Coracoid, welche sich in dem Knorpel (*Kn*) entwickelt haben, *L* Loch im Scapulare, M^1 Metapterygoid, *Ra*, *Ra* das zweite und dritte, 4 das vierte Basalstück der Brustflosse, Ra^1 die zweite, knorpelige Radienreihe, *HS* knöcherner Randstrahl, welcher mit dem Basale 4 in Verbindung tritt, *FS* knöcherne Flossenstrahlen, deren proximale Enden zurückgeschnitten sind.

Ventralwärts sind die beiden Schultergürtelhälften durch Bindegewebe in Form einer Zackennaht direct mit einander verbunden.

Entwicklungsgeschichtlich repetirt der primäre Schultergürtel der Teleostier zuerst denjenigen der Selachier und dann denjenigen der Ganoiden, beziehungsweise denjenigen der Urodelen. Anfangs nemlich nur eine einfache Knorpelspange darstellend, lassen sich an dieser später zwei ventrale Fortsätze und ein dorsaler unterscheiden. Letzterer entspricht einem Scapulare, jene beiden anderen einem Coracoid und Procoracoid (Claviculare). Das Procoracoid stellt nur ein transitorisches Gebilde dar; es unterliegt später einer bedeutenden Reduction, worauf dann der primäre Schultergürtel eine ganz eigenartige, nicht zu den Urodelen hinführende, Entwicklungsrichtung einschlägt (Swirski). Er verknöchert entweder zu einer zusammenhängenden Masse oder nach verschiedenen Centren, die dann durch Knorpelnähte mehr oder weniger weit getrennt bleiben. Daraus resultirt für die Knochenfische ein äusserst variables Verhalten des Schultergürtels, auf das aber hier nicht näher eingegangen werden kann.

Der Schultergürtel der **Dipnoër** lässt sich nicht direct auf denjenigen der übrigen Fische zurückführen und nimmt seiner Form und seinem gemischten Aufbau nach eine Mittelstellung ein zwischen dem der Selachier und der Ganoiden. Bei Protopterus stellt er

jederseits ein an der hintern Circumferenz der Kiemenhöhle liegendes, keulenförmiges Gebilde dar mit verdicktem oberen und verjüngtem unteren Ende. Weitaus die Hauptmasse desselben besteht aus Knorpel und dieser wird von zwei Knochen mehr oder weniger vollkommen umwachsen, ja er kann sogar bei älteren Thieren eine Strecke weit vollkommen ossificiren und so in zwei Stücke zerfallen; bei jüngeren Thieren bildet er einen continuirlichen Knorpelstrang. Der eine jener beiden Knochen ist ziemlich compact und liegt nur der medialen Seite des Hinterendes an, der zweite verbindet sich mit jenem durch eine Schuppennaht und bildet eine den Knorpel rings einscheidende, dünne Knorpelhülse, doch geschieht die Umwachsung auf der lateralen Seite so unvollkommen, dass der Knorpel weitaus in seiner grösseren Ausdehnung frei zu Tage liegt. Das untere schlanke Knorpelende fliesst mit dem der andern Seite continuirlich zusammen. Beide Hälften sind durch eine fibröse, trommelfellartig ausgespannte Haut verbunden und fassen den Herzbeutel zwischen sich. Bemerkenswerth ist, dass die freie Extremität hoch oben am hinteren Ende des Schulterbogens gelenkt, so dass wir uns also hier an einem dem primären Schultergürtel der Ganoiden und Teleostier homologen Abschnitt befinden. Wir sehen uns jedoch vergeblich nach einer von hier zur Dorsalfläche des

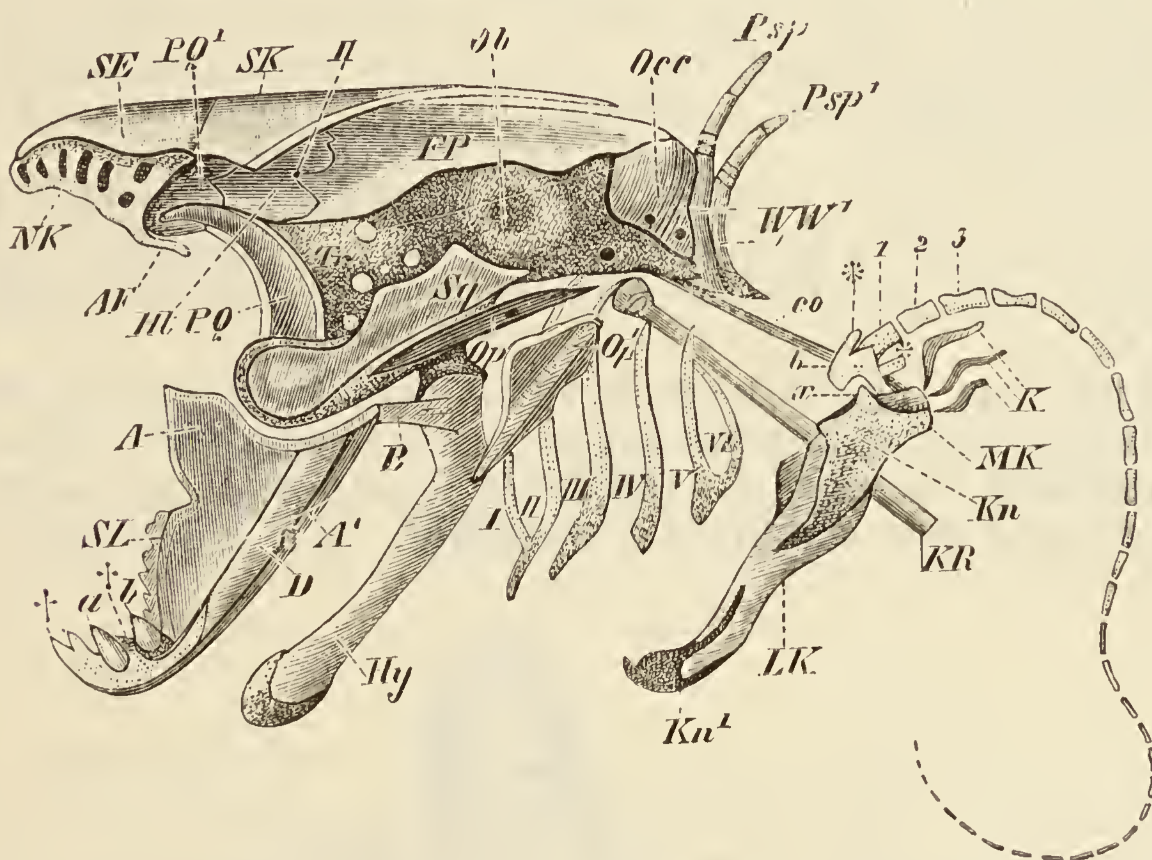


Fig. 127. Kopfskelet, Schultergürtel und vordere Extremität von Protopterus. *W*, *W*¹ In das Kopfskelet einbezogene Wirbelkörper mit ihren Processus spinosi (*Psp*, *Psp*¹), *Occ* Supraoccipitale mit den Hypoglossuslöchern, *Ob* Ohrblase, *Tr* Trabekel mit den Oeffnungen für den Trigeminus und Facialis, *FP* Fronto-Parietale, *Ht* Häutige Fontanelle vom Opticusloch (*II*) durchbohrt, *SK* Sehnenknochen, *SE* Supra-Ethmoid, *NK* Knorpelige Nasenkapsel, *AF* Antorbitalfortsatz (der Labialknorpel, welcher eine ähnliche Lage und Richtung hat, ist nicht eingezeichnet), *PQ* Palato-Quadratum, welches bei *PQ*¹ mit dem der andern Seite convergirt, *Sq* Squamosum, das Quadratum bedeckend, *AA* Articulare durch ein fibröses Band (*B*) mit dem Hyoid (*Hy*) verbunden, *D* Dentale externum, †† frei zu Tage liegender, in Prominenzen auswachsender Meckel'scher Knorpel, *SL* Schmelzleiste, *a*, *b* zwei Zähne, *Op*, *Op*¹ Rudimentäre Opercularknochen, *I—VI* die sechs Branchialbogen, *KR* Kopfrippe, *LK*, *MK* Laterale und mediale, den Schulterknorpel (*Kn*, *Kn*¹) einscheidende Knochenlamelle, *co* fibröses Band, welches das obere Ende des Schulterbogens mit dem Schädel verbindet, *x* Gelenkkopf des Schultergürtels, mit welchem das Basalglied (*b*) der freien Extremität articulirt, ** rudimentäre Seitenstrahlen (biserialer Typus) desselben, 1, 2, 3 die drei nächsten Glieder der freien Extremität.

Schädels sich erstreckenden Knochenkette um, ja es scheint sogar zweifelhaft, ob wir jene knöchernen, hauptsächlich medianwärts liegenden Hüllmassen mit dem secundären Schultergürtel der Ganoiden und Teleostier ohne weiteres vergleichen dürfen. Vor Allem spricht dagegen die früher schon erwähnte, tiefe Lage der ganzen Spange, wodurch diese mit dem Hautskelet, auf das doch der secundäre Schultergürtel jener Fischgruppen wenigstens zum Theil zurückzuführen ist, in gar keine Beziehung zu treten vermag. Folglich müssen jene zwei Knochen, wie ich dies oben von den Ganoiden angegeben habe, im Perichondrium entstehen, ja es erscheint nicht unmöglich, dass sie in genetischer Beziehung auf die Schleimhaut der Kiemenhöhle zurückzuführen sind (Wiedersheim).

Amphibien.

Ein unmittelbarer Anschluss an die Fische existirt nicht und man kann nur ganz im Allgemeinen sagen, dass aus dem primären Schultergürtel derselben auch bei Amphibien der die Extremität tragende Apparat, d. h. ein Scapular-, Coracoid- und ein Procoracoidstück sich herausbildet. Fehlt uns also nach abwärts der directe Anschluss, so zeigen andrerseits alle Wirbelthiere von den Amphibien an aufwärts im Aufbau ihres Schultergürtels eine Reihe von fundamentalen Eigenschaften, die die verwandtschaftlichen Beziehungen untereinander nicht verkennen lassen. Für alle haben wir als Ausgangsform eine dorsal gelagerte Platte anzunehmen, welche sich seitlich am Rumpf herabkrümmt, um dann ventral umbiegend in zwei Fortsätze, in einen vorderen und hinteren auseinanderzufahren (Fig. 128, *SS, Ce, Co*).

Das auf dem Rücken liegende Stück bezeichnen wir als **Scapula**, zu der sich noch eine **Suprascapula** gesellen kann, den vorderen der beiden ventralen Fortsätze als **Clavicula** (Götte) (**Procoracoid**, Gegenbaur) und den hinteren als **Coracoid**. Ein wesentlicher Gegen-

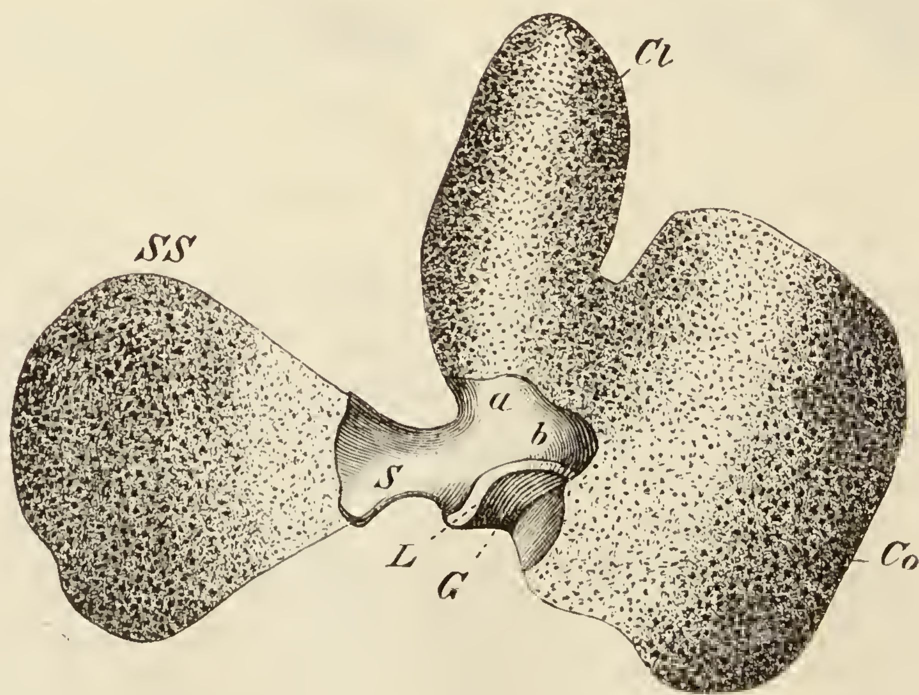


Fig. 128. Schultergürtel von Salamandra mac. der rechten Seite, stark vergrössert und in einer Horizontalfläche ausgebreitet. *SS* Suprascapula, *S* Scapula, verknöchert, *Co*, *Cl* Coracoid, Clavicula, in welche sich knöcherne Fortsätze (*a*, *b*) hineinerstrecken, *G* Gelenkpfanne, von einem Limbus cartilagineus (*L*) umgeben.

satz zu den Fischen liegt auch darin, dass es von jetzt an nie mehr zu einer Verbindung des Schultergürtels mit dem Schädel oder der Wirbelsäule kommt, während andrerseits brustwärts eine solche mit dem **Sternum** erfolgt.

Auf der Grenze zwischen dem dorsalen und ventralen Abschnitt des Schultergürtels liegt die Gelenkstelle für die freie Extremität und zwar stets in Gestalt einer Einsenkung, einer Pfanne, während eine Protuberanz, wie wir sie bei vielen Fischen und den Dipnoërn getroffen haben, von jetzt an nie mehr auftritt.

Dieser eben aufgestellten Grundform sehr ähnlich verhält sich der Schultergürtel der **Urodelen** (vergl. Fig. 128 und 129). In der Umgebung der Gelenkpfanne tritt in dem ursprünglich ganz knorpeligen Gewebe eine Ossificationszone auf, von wo aus je ein Fortsatz in die drei Theile des primären Schultergürtels hineinwächst.

Die Ausdehnung des Ossificationsherdes beziehungsweise seiner Fortsätze unterliegt nach verschiedenen Urodelenfamilien verschiedenen Variationen. Bei Ichthyodon und allen Spelerpes-Arten, sowie bei Salamandra noch sehr beschränkt, gedeiht er bei Tritonen und Salamandrina perspicillata zu mächtiger Entfaltung. Bei letzterem Molch erscheint der sonst die Clavicula und das Coracoid verbindende knorpelige Isthmus ganz durch Knochenmasse verdrängt und auch das in der Regel breitlappige Suprascapulare und die in der Form sehr variable Clavicula erscheinen sehr reducirt. Immerhin aber gilt die Regel, dass der Knorpel im Schultergürtel der Urodelen die Hauptrolle spielt.

Die breiten Coracoidplatten (Fig. 129, *a*) schieben sich mit ihren medialen Rändern in der Brustgegend über einander und sind durch fibröses Gewebe fixirt; ihre Hinterränder sind in das Sternum (*St*) eingefalzt. (Vergl. das Capitel über das Brustbein).

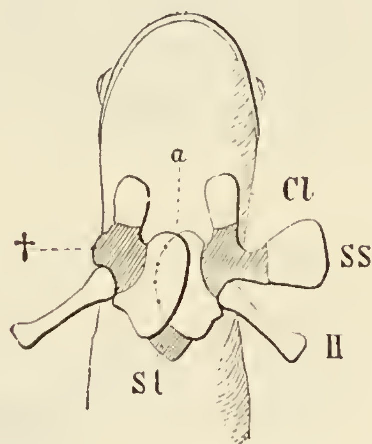


Fig. 129. Halbschematische Darstellung des Schultergürtels und des Sternums der Urodelen. *St* Sternum, *a* Vereinigungspunkt der beiden Coracoidplatten, *Cl* Clavicula, *SS* Suprascapula, die der linken Seite quer nach aussen geschlagen, † knöcherne Scapula, *H* Humerus.

Den Schultergürtel der **Anuren** kann man sich der Art aus demjenigen der Urodelen hervorgegangen denken, dass sich die bei letzteren nach vorwärts auswachsende Clavicula gegen das Coracoid medianwärts umklappt, so dass sie eine transverselle Richtung erhält. Indem es nun zwischen den medialen Enden beider Theile zu einer Verwachsung kommt, resultirt daraus eine Rahmen- oder Fensterbildung, ein Verhalten, das bei Urodelen einzig und allein bei Menopoma zur Beobachtung kommt (Fig. 130). Die aus der Verwachsung der Clavicula und des Coracoids hervorgehende Knorpelplatte kann nun bei Anuren ein doppeltes Verhalten eingehen. Entweder schiebt sie sich, wie bei Urodelen, über die der andern Seite herüber und wird, indem sie sich in das entsprechend gebildete Sternum einfalzt, nur durch Bindegewebe fixirt (Discoglossus, Pelobates, Bombinator, Hyla), oder legen sich beide Hälften in der Mittellinie geradlinig an einander an, so dass es, unter Zuhülfekommen des zwischen sie hineinwuchernden episternalen Gewebes zur Verwachsung,

wenn auch nicht zu completer Verschmelzung, zwischen beiden kommen kann.

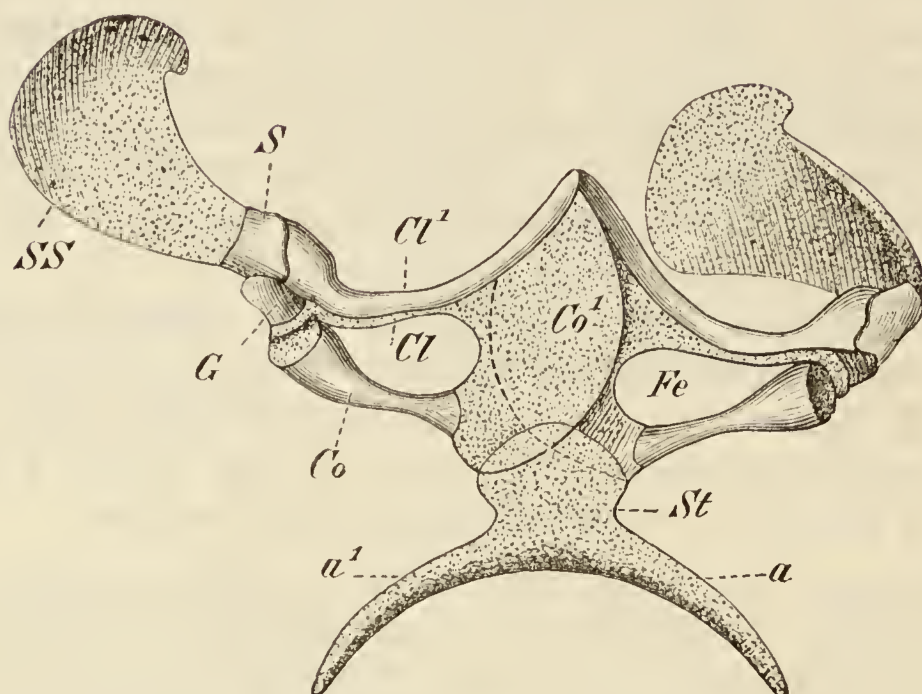


Fig. 130. Schultergürtel und Sternum von Bombinator igneus. *St* Sternum mit seinen beiden Ausläufern (a, a^1), *S* Scapula, *SS* Suprascapula, auf der linken Seite in situ, rechterseits horizontal ausgebreitet, *Co* Coracoid, Co^1 Epicoracoid, welches sich jederseits in den oberen Sternalrand einfalzt, *Cl* knorpelige, Cl^1 knöcherne Clavicula, *Fe* Fensterbildung zwischen Clavicula und Coracoid, *G* Gelenkpfanne für den Humerus.

Während nun der laterale, an die Gelenkpfanne stossende Theil des Coracoids, sowie die angrenzende Scapula vom Knorpel aus verknöchern, entsteht auf der Clavicula ein dieselbe ganz oder theilweise (im letzteren Fall also nur hohlrinnenartig) einschliessender Knochen vom Perichondrium aus, also ein Deckknochen (Fig. 130, 131, *Cl*, Cl^1). Bei manchen

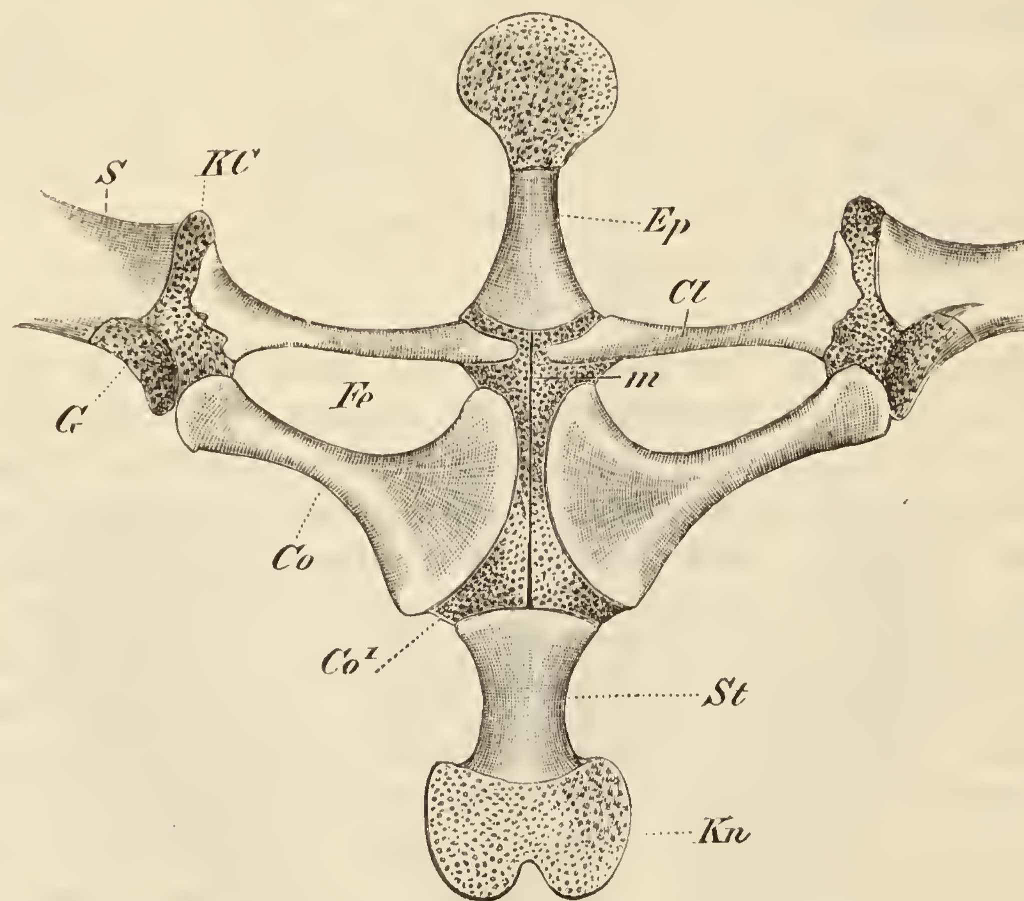


Fig. 131. Ventraler Theil des Schultergürtels von Rana esculenta. *St* knöchernes, *Kn* knorpeliges Sternum, *S* Scapula, *KC* Knorpelcommissur zwischen letzterer und der Clavicula (*Cl*), *Co* Coracoid, Co^1 Epicoracoid, *m* Nahtverbindung zwischen beiden Epicoracoiden, *G* Gelenkpfanne für den Humerus, *Fe* Fensterbildung zwischen Coracoid und Clavicula, *Ep* Episternum.

Anuren, wie z. B. bei Uperodon marmoratum, Hylaedactylus baleatus u. a., kann die Clavicula spurlos fehlen (Götte).

In weitester Verbreitung trifft man bei fossilen Amphibien wohl entwickelte Coracoide, die in Form von rundlichen Platten, ganz wie bei den heutigen Geschlechtern, in der ventralen Mittellinie zusammenstossen oder sich wohl auch übereinanderschieben. Das Sternum scheint meist knorpelig gewesen zu sein.

Reptilien.

Das Knochengewebe tritt hier in den Vordergrund, der ganze Apparat wird compacter, solider. Die ursprüngliche Form sehen wir am reinsten bei Cheloniern erhalten. In embryonaler Zeit bilden die dorsale und die zwei ventralen Spangen ein einziges Knorpelcontinuum und zwischen den letzteren, also zwischen der Clavicula und dem Coracoid kommt es, ähnlich wie bei Anuren, durch ein zwischen ihren medialen Enden ausgespanntes Band (Fig. 132, *B*) zu einer Fensterbildung (*Fe*).

Die bei **Cheloniern** als endochondraler Knochen sich bildende Clavicula bleibt zeitlebens mit ihrem Mutterboden, der Scapula, in Verbindung, was für das primitive Verhalten der Chelonier bezüglich dieses Punktes spricht. Medianwärts stossen die Claviculae und Coracoide beider Seiten mit knorpeligen Apophysen an einander und man kann letztere als Epicoracoide bezeichnen.

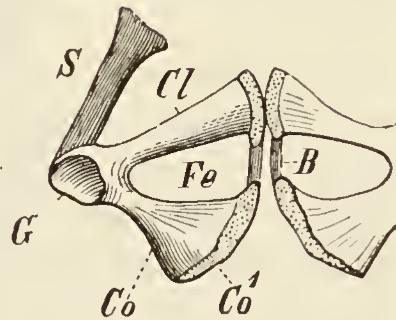


Fig. 132. Schultergürtel einer Schildkröte, Ventralansicht. *S* Scapula, *Co* Coracoid, *Co*[1] Epicoracoid, *Cl* Clavicula, *B* fibröses Band zwischen diesen beiden Stücken, *Fe* Fensterbildung zwischen ihnen, *G* Gelenkpfanne.

Der Schultergürtel von **Ichthyosaurus** stellt ein gutes Verbindungsglied zwischen Sauriern und Amphibien dar. Er erinnert sehr an denjenigen von Anguis-Embryonen. Die Claviculae waren, wie bei Sauriern, medianwärts enge mit dem T förmigen Episternalapparat verbunden.

Auch für die **Saurier** gelingt es leicht, den ursprünglichen Typus festzustellen, nur zeigt sich hier die Clavicula dem übrigen Schultergürtel gegenüber insofern emancipirter, als sie sich nicht mehr in knorpeliger Continuität mit demselben anlegt, doch ist nicht zu verkennen, dass ihr ursprüngliches, noch aus indifferenten Bildungszellen bestehendes Blastem mit der Scapula in directem Zusammenhang steht (Götte). Später besitzt sie übrigens keine knorpelige Grundlage, sondern verknöchert direct, und erscheint somit bei Reptilien als secundärer Knochen, welcher sich als schlanke Lamelle von der Scapula, wo sie durch Bindegewebe in einer Delle befestigt ist, zur Spitze des Episternalapparates herüber erstreckt (Fig. 133, *Cl*).

In frühen Embryonalstadien ist die Scapula und das Coracoid der Saurier noch sehr einfach, ähnlich wie bei Cheloniern, gestaltet, später aber kommt es in diesem Knochen zu drei Fensterbildungen, die von fibrösen Membranen verschlossen werden (Fig. 133, *a*, *b*, *c*). In der Suprascapula und der knorpeligen Apophyse des Coracoids, welch' letztere man schon von den Urodelen an als Epicoracoid zu bezeichnen pflegt, kommt es häufig

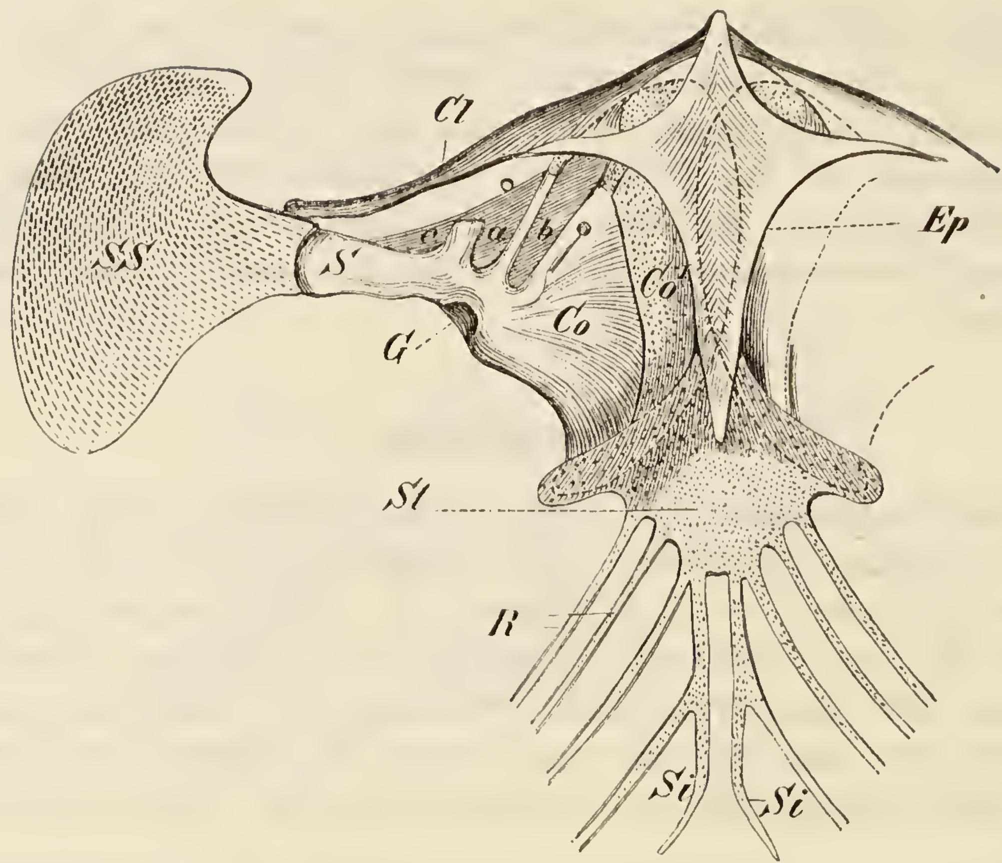


Fig. 133. Schultergürtel und Sternum von Hemidactylus verrucosus. *St* Sternum, *R* Rippen, *Si* Knorpelhörner (Sternalleisten), an welche sich die letzte Rippe anheftet, *SS* Suprascapula, *S* Scapula, *Co* Coracoid, *Co*¹ knorpeliges Epicoracoid, *Ep* Episternum, *a*, *b*, *c* durch Membranen verschlossene Fensterbildungen im Coracoid, *Cl* Clavicula, *G* Gelenkpfanne für den Humerus.

zur Ablagerung von Kalksalzen. Ueber das Verhalten der Epicoracoide zum Sternum habe ich früher schon (siehe Sternum) gehandelt und habe jetzt nur noch hinzuzufügen, dass sie sich, wie wir dies bei Amphibien bereits getroffen haben, dorsalwärts vom Episternum liegend, mit ihren medialen Rändern in der Mittellinie übereinanderschieben (Fig. 133, *Co*¹). Bei Hatteria fehlt jene für die Saurier sonst so charakteristische Fensterbildung im Coracoid fast ganz und der Schultergürtel erinnert in seinem ganzen Aufbau an denjenigen der Urodelen.

Crocodilier und **Chamaeleonten** sind durch den Mangel einer Clavicula charakterisirt, so dass im ventralen Theil ihres Schultergürtels nur ein Coracoid vorhanden ist. Dasselbe ist bei Alligator von der Scapula durch eine Knorpelbrücke geschieden und die von dieser nach vorne ausspringende, knopfartige Prominenz darf vielleicht im Sinn eines Acromialfortsatzes resp. einer rudimentären Clavicula gedeutet werden. Ein Suprascapulare und ein, wenn auch schmales, Epicoracoid ist beim Alligator vorhanden.

Das Auftreten eines Schultergürtels bei zahlreichen, fusslosen Reptilien (Scincoiden, Amphisbaenen) spricht für das frühere Vorhandensein von Extremitäten, und dass dieselben bei Anguis fragilis z. B. vor nicht gar zu langer Zeit noch zur Entwicklung kamen, beweist das durch Born entdeckte freie Hervortreten derselben in einem gewissen Embryonalstadium des genannten Thieres. Dass bei Schlangen nie mehr ein Schultergürtel auftritt, beweist, dass ihre Extremitäten schon lange verloren gegangen sein müssen. Scapula und Coracoid der Pterosaurier schliessen sich der Form nach viel enger an die entsprechenden Theile der Carinaten, als an diejenigen der Saurier an. Von einer Clavicula resp. Furcula ist nichts bekannt. Der Schultergürtel des **Archaeopteryx** ist nur mangelhaft erhalten; man kennt nur die Scapulae nach Lage und Form

genauer. Sternum, Furcula und Coracoid sind entweder gar nicht oder doch nur in unbedeutenden Resten erhalten. Die Scapula stimmt mit der der heutigen Vögel überein und besitzt einen deutlichen Proc. furcularis.

Vögel.

Hier tritt der Knorpel noch viel mehr zurück, als bei Reptilien; alle Theile sind gut verknöchert. Die Scapula stellt eine dünne, schmale, oft sehr weit gegen den Beckengürtel hinabreichende Knochenlamelle

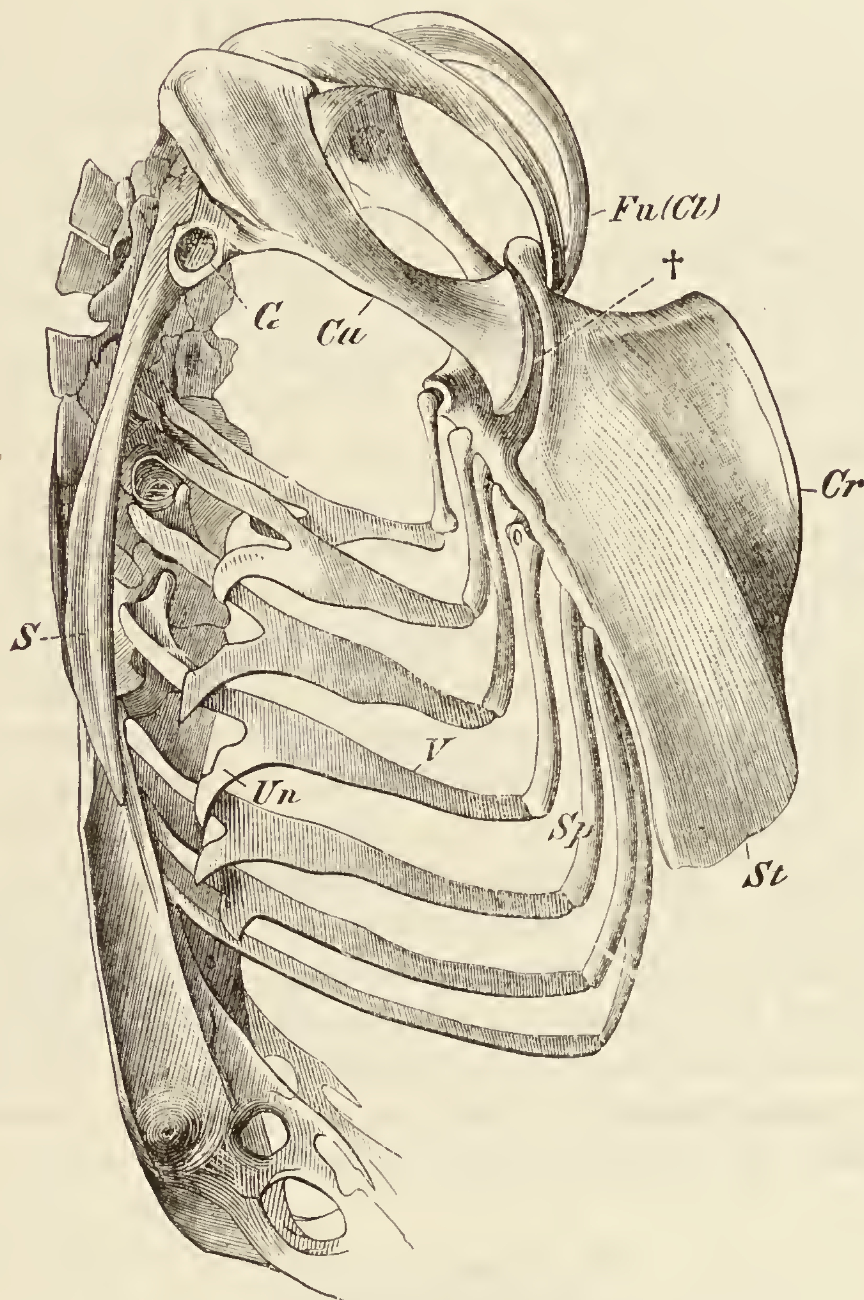


Fig. 134. Rumpfskelet eines Falken. *S* Scapula, *G* Gelenkfläche derselben für den Humerus, *Ca* Coracoid, welches mit dem Sternum (*St*) bei † gelenkig verbunden ist, *Fu* (*Cl*) Furcula (Clavicula), *Cr* Crista sterni, *V* vertebraler, *Sp* sternaler Abschnitt der Rippen, *Un* Processus uncinati.

dar, von der die stets kräftigen Coracoide in der Regel unter scharfer Knickung abgebogen erscheinen (Fig. 134, *S*, *Ca*). Ihr unteres Ende ist gewöhnlich verbreitert und, wie bei Amphibien und Sauriern, in einen Falz seitlich am oberen Sternalrand fest eingelassen. Das obere, ebenfalls verbreiterte, scapulare Ende nimmt am Aufbau der Pfanne (*G*) Theil und hilft sie wesentlich vertiefen.

Von den **Cursores** besitzen nur Dromaeus und Casuarius rudimentäre Claviculae und auch kommt es hier zu einer Art Fensterbildung, wie bei Sauriern.

Bei fast allen **Carinaten** ist die Clavicula wohl entwickelt und

wächst, nachdem sie sich, wie überall, paarig und wie bei Sauriern ohne knorpeliges Vorstadium angelegt hat, mit ihren unteren Enden zu der unpaaren Furcula zusammen (Fig. 134, *Fu*). Wie bei Sauriern wird sie dem Schultergürtel gegenüber später selbständig und bleibt mit demselben an ihrem oberen Ende nur durch fibröses Gewebe verbunden. Unten stösst sie entweder direct an die Crista sterni, oder ist sie durch Bindegewebe damit verlöthet.

Säugethiere.

Unter den Säugethieren erstreckt sich das Coracoid nur noch bei Monotremen brustwärts bis zum Sternum, bei allen übrigen erfährt es eine bedeutende Rückbildung und wird dann nur zu einem, durch einen besonderen Ossificationspunkt charakterisirten Fortsatz der Scapula **(Processus coracoideus).** Die Scapula, welche so zum alleinigen Träger der Extremität wird, erfährt eine stärkere Verbreiterung und ist durch das Auftreten einer hohen Muskel-Leiste (Spina scapulae) charakterisirt, welche nach abwärts und aussen in ein sog. Acromion ausläuft. Spina und Acromion sind als ein neuer Erwerb, in Anpassung an die immer mehr zur Geltung kommende, freie Beweglichkeit der vordern Extremität und der Hand in Hand damit immer mehr sich differenzirenden Muskulatur aufzufassen. Die Clavicula, welche auch hier in Continuität mit der Scapula entsteht und stets knorpelig praeformirt ist, löst sich später von ihr ab und verbindet sich gelenkig einerseits mit dem Acromion, andrerseits mit dem Sternum, ein Process, der sich am deutlichsten bei Embryonen von Dasypus und Bradypus verfolgen lässt. Bei Thieren, deren vordere Extremitäten sich einer mannigfaltigen und freien Beweglichkeit erfreuen (grabende, kletternde, fliegende und nagende Thiere), gelangt die Clavicula zu besonders stattlicher Entfaltung. Bei andern, wie z. B. bei Carnivoren und Hufthieren, kann sie gänzlich fehlen oder ist sie nur in Rudimenten vorhanden. Auffallend ist ihr frühes und starkes Auftreten bei menschlichen Embryonen, wo sie vorübergehend den grössten Knochen des Skelets repräsentirt.

Beckengürtel.

Fische und Dipnoër.

Als die älteste, wenn auch vielleicht nicht als die ursprünglichste, auf uns gekommene Beckenform haben wir diejenige der **Dipnoër** zu betrachten.

Es handelt sich hier um eine, in der ventralen Mittellinie gelegene Knorpelplatte, an welcher bei Protopterus zwei Paare von Fortsätzen zu bemerken sind, ein hinteres und ein vorderes. Am ersteren (Fig. 135, *b*) gelenken die hinteren Extremitäten, während das vordere im Sinne von zwei Processus iliaci zu deuten ist (Fig. 135, *a*). Letztere variiren stark nach Form und Ausdehnung und können sich, z. B. bei jungen Exemplaren von Protopterus, in einem Myocomma eingebettet, weit lateral- und sogar noch etwas dorsalwärts erstrecken (Wiedersheim). Zwischen ihnen erhebt sich von der Mitte des vorderen

Plattenrandes ein schlanker, gertenartiger Fortsatz, der in eine fibröse Scheide eingeschlossen ist und sich in der ventralen Mittellinie weit nach vorne erstreckt (Fig. 135, *c*).

Bei erwachsenen Exemplaren von Protopterus zeigen sich die Processus iliaci um so mehr verkürzt, je älter das betreffende Individuum ist, ja in seltenen Fällen kann das ganze Becken sogar spurlos fehlen, ein Verhalten, das an Siren lacertina erinnert (Wiedersheim). Wir haben es also hier offenbar mit einem Organ zu schaffen, das auf den Aussterbe-Etat gesetzt und in der Rückbildung begriffen erscheint, und es wäre vom höchsten Interesse, jüngere Entwicklungsstadien nicht nur von Protopterus, sondern auch von Ceratodus zu studiren. Was das Becken des letzteren betrifft, so zeigt es von demjenigen des Protopterus nur sehr geringe Abweichungen. Dass ich aber die Processus iliaci nicht so verlängert traf, ist vielleicht nur auf den Umstand zurückzuführen, dass mir Jugendstadien jenes Thieres nicht zur Verfügung standen.

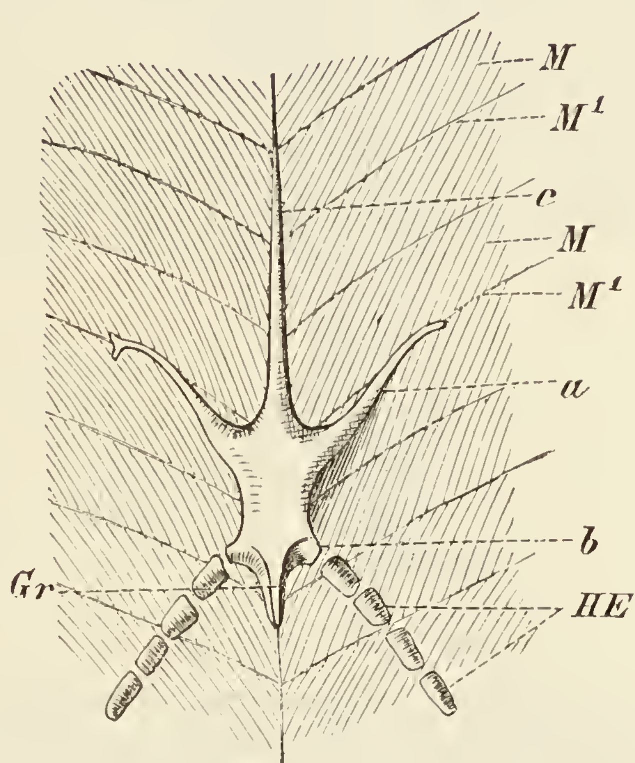


Fig 135. Becken des Protopterus von der Ventralseite. *a* Processus iliacus, welcher sich an seinem lateralen Ende gabeln kann, *b* Fortsatz zur Verbindung mit der hinteren Extremität *HE*, *Cr* scharfe Muskelleiste, *c* unpaarer Fortsatz, *M*, *M* Myomeren, M^1, M^1 Myocommata.

Was jene dem Dipnoërbecken zukommende, mediane Knorpelgerte (Fig. 135, *c*) betrifft, so ist sie in genetischer Hinsicht noch eben so dunkel, wie das übrige Becken. Möglicherweise ist in der Cartilago epipubis der Urodelen ein Homologon derselben zu erblicken.

Von dem Dipnoërbecken lässt sich dasjenige der **Selachier** leicht ableiten, obgleich letzteres ebenfalls schon als eine rückgebildete Form zu betrachten ist. Auch hier handelt es sich um eine unpaare oder paarige Knorpelspange, an welcher sich die vom Dipnoërbecken geschilderten Fortsätze, wenn auch oft nur in schwachen Spuren, nachweisen lassen. Bei Chimären tritt eine Pars iliaca ungleich deutlicher hervor, als bei Haien, wo sie oft kaum spurweise vorliegt.

Vorne und medianwärts, wo die beiden Hälften zusammenstossen, sitzt die in eine Tasche des Integuments eingebettete, durch einen besonderen Muskelapparat ausstülpbare Sägeplatte (Fig. 137, *SB*). Sie steht zum Copulationsact in Beziehung und wird uns bei Besprechung desselben näher interessiren.

Was man als das „Becken" der **Knorpelganoiden** beschrieben hat, ist kein solches, sondern entspricht einem oder mehreren Basalia der Haiflosse. Es handelt sich hier also offenbar um einen sehr primitiven Zustand, der durch die Entwicklungsgeschichte des Beckens der Selachier, das, wie wir oben gesehen haben, ebenfalls aus einer Anzahl mit einander verwachsender Flossenstrahlen entsteht, eine befriedigende Erklärung findet. Auch Amia und Lepidosteus besitzen kein Becken, dagegen

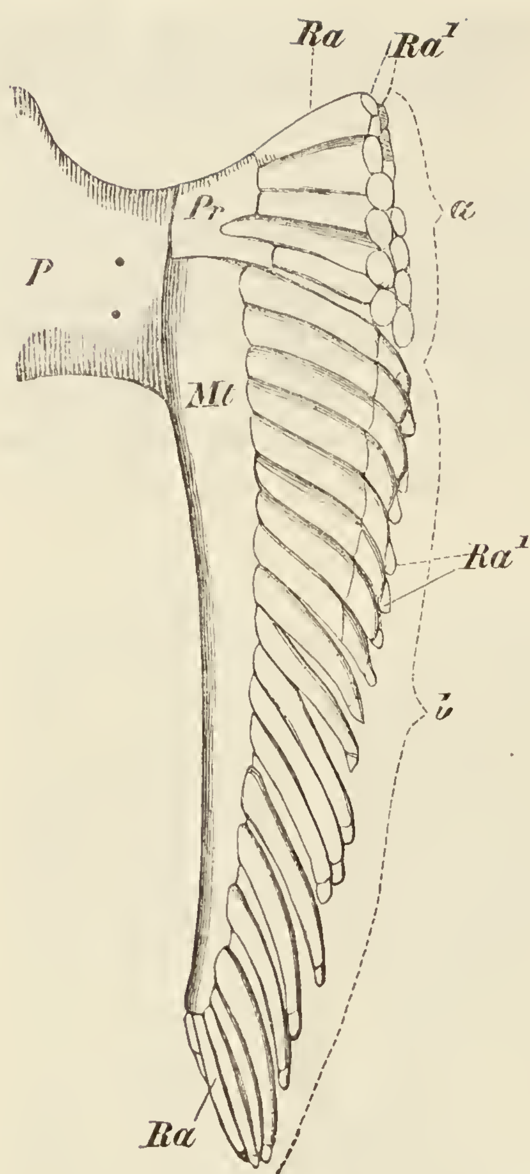


Fig. 136.

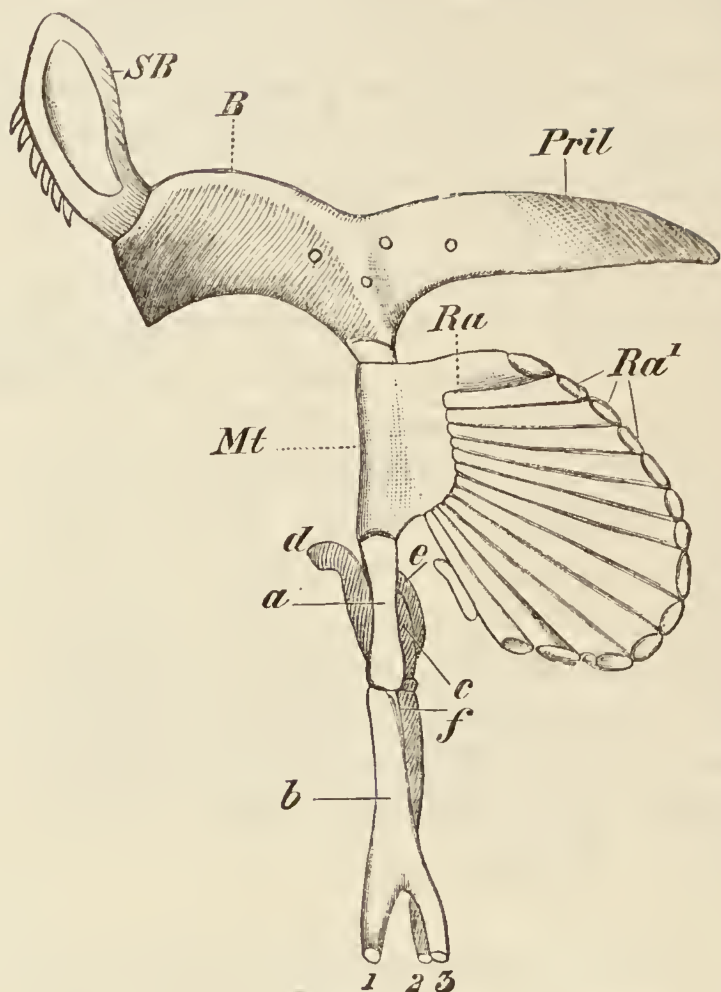


Fig. 137.

Fig. 136. Becken und Bauchflosse von Heptanchus cinereus. Ventrale Ansicht. Nach Davidoff. *P* Pelvis, *Pr* Propterygium, *Mt* Metapterygium, *Ra* Radien erster und *Ra*¹ Radien zweiter Ordnung, *a b* mit dem Pro- und dem Metapterygium verbundener Radienbezirk.

Fig. 137. Beckengürtel und Bauchflosse einer männlichen Chimaera monstrosa. Ventrale Ansicht. Nach Davidoff. *B* ventraler, *Pril* dorsaler Beckentheil (Processus iliacus), *SB* Sägeplatte, *Mt* Metapterygium, *Ra* Randstrahl (Propterygium), *Ra*¹ Radien des Metapterygiums, *a—f* Gliedstücke des Basalanhanges, 1, 2, 3 Endglieder des zweiten Stückes (*b*) vom Basalanhang.

kommt **Polypterus** ein solches zu. Es stellt hier zwei minimale, unter schiefer Naht zusammenstossende Knorpelstückchen dar (Fig. 138, *P*), welche mit den Knorpelapophysen am proximalen Ende der Basalia beweglich verbunden sind. In selteneren Fällen ist nur ein Stück vorhanden (Wiedersheim).

Das Verhalten der Ganoiden leitet zu demjenigen der **Teleostier** hinüber, wo die Bauchflossen nicht, wie bei Selachiern und Ganoiden, ihre constante Lage am Bauchende haben, sondern bald am Ende des Rumpfes, bald in der Nähe des Schultergürtels oder gar in Verbindung mit diesem getroffen werden. Die Systematiker stellen nach diesem Verhalten Pisces abdominales, thoracici und jugulares auf. Auch die beiden letzteren waren

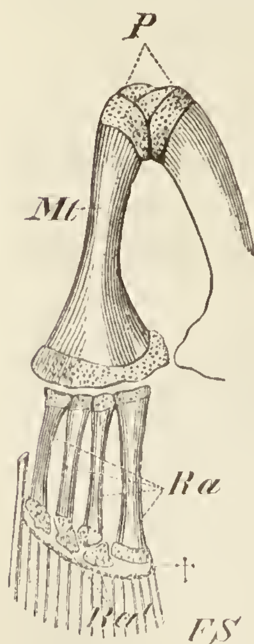


Fig. 138. Becken und Bauchflosse von Polypterus bichir. *P* die zwei Beckenknorpel, *Mt* Metapterygoid, *Ra* Radien erster, *Ra*¹ Radien zweiter Ordnung, *FS* knöcherne Flossenstrahlen, welche bei † zurückgeschnitten sind.

früher alle einmal abdominales und die Vorwärtswanderung ihrer Hinterextremitäten ist nur als ein secundärer Vorgang aufzufassen. Bis jetzt ist noch kein Becken bei Teleostiern nachgewiesen und was man dafür gehalten hat, entspricht nur den Basalia der Bauchflosse (Wiedersheim).

Das Becken aller höheren Wirbelthiere, von den Amphibien an, haben wir uns, wie die Entwicklungsgeschichte lehrt, in seiner ursprünglichen Anlage jederseits als eine continuirliche Knorpelspange vorzustellen, welche stets am hinteren Rumpfende, vor der Ausmündung des Tractus intestinalis und des Urogenitalapparats gelegen ist. Man kann dabei, genau wie am Schultergürtel, einen, die Körperwand seitlich umgreifenden, dorsalen und einen ventralen Abschnitt unterscheiden. Ersterer, welchen wir als **Pars iliaca** bezeichnen, ist unpaar, letzterer dagegen zerfällt in eine vordere und hintere Spange, d. h. in eine **Pars pubica** und **ischiadica** (Fig. 139, *Il*, *P*, *Is*) und dazu kommt noch eine **Pars acetabularis** (Fig. 156, A).

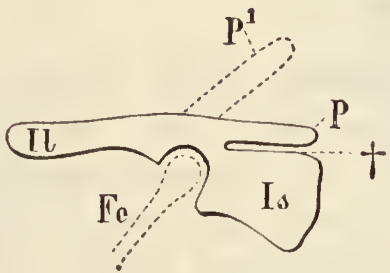


Fig. 139.

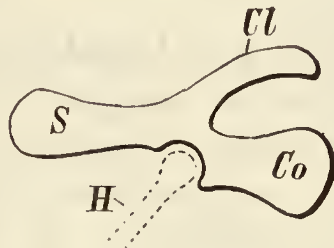


Fig. 140.

Fig. 139. Grundschema des Beckengürtels sämmtlicher Wirbelthiere von den Amphibien an bis zu den Säugern. *Il* Ileum, *Is* Ischium durch einen Schlitz (†) von *P* (Pubis) getrennt. P^1 modificirte Lage des Pubis, *Fe* das in der Hüftgelenkpfanne articulirende Femur.

Fig. 140. Grundschema des Schultergürtels sämmtlicher Wirbelthiere von den Amphibien an bis zu den Säugethieren. *S* Scapula, *Co* Coracoid. *Cl* Clavicula (Procoracoid), *H* Humerus.

Anfangs erreicht das Oberende des Ileums oder Darmbeins noch nicht die Wirbelsäule resp. die dort befindlichen Sacralrippen, sondern endigt, wie bei Dipnoërn und Holocephalen, und ganz, wie wir dies bei der Scapula oder Suprascapula aller Wirbelthiere von den Amphibien an zeitlebens beobachten, frei in den Leibesdecken. Ferner bleiben die beiden ventralen Beckenhälften anfangs in der Mittellinie durch einen weiten Zwischenraum von einander getrennt und liegen noch nicht rein horizontal, sondern erzeugen, gegen die Medianlinie verlängert gedacht, mit einander einen dorsalwärts offenen Winkel. Später, wenn sie sich unter Bildung einer Symphysis ossis pubis und ossis ischii, in der ventralen Mittellinie vereinigen, wird jener Winkel ausgeglichen und die Horizontalstellung erreicht. Auch dieses Verhalten finden wir bis zu einem gewissen Grad am Schultergürtel (Rana) repetirt. Dagegen haben wir die mit der Wirbelsäule später allgemein erfolgende Verbindung des Darmbeines als eine specifische Eigenthümlichkeit des Beckengürtels zu betrachten und nur am Schultergürtel der Rochen kommt es zu einem ähnlichen Verhalten. Von allen über den Fischen stehenden Wirbelthieren nimmt Ichthyosaurus insofern eine Ausnahmestellung ein, als hier das Ileum von der Wirbelsäule stets getrennt bleibt; alle drei Beckentheile sind im Uebrigen gut entwickelt.

Sowohl die Entwicklungsgeschichte als auch gewisse palaeontologische Funde belehren uns, dass das Os pubis ursprünglich dicht vor dem Ischium oder nur durch einen geringen Intervall (Fig. 139, †) von demselben getrennt gelegen zu denken ist. Beide Theile liegen noch rein transversell, also parallel zu einander und erst später rückt das Os pubis (Fig. 139, P^1) mit seinem medialen Ende nach vorne, wodurch sich eine Oeffnung zwischen beiden Knochen bildet, die man mit Foramen cordiforme resp. obturatorium bezeichnet. Alle drei Beckenabschnitte nehmen ursprünglich an der Bildung der Hüftgelenkspfanne Theil, wir werden aber sehen, dass bei höheren Typen das Schambein, allmählig zu einer selbständigen Entwicklung gelangend, dabei nur eine untergeordnete Rolle spielt oder auch ganz davon ausgeschlossen wird.

Dieser Vorgang ist, wie beim Reptilien- und Säugerbecken genauer erörtert werden wird, auf das Auftreten des Os acetabuli, oder auf die stärkere Ausbildung des ventralen Sitzbeinschenkels zurückzuführen.

Amphibien.

Im Becken der **Urodelen** und **Anuren** trifft man ventralwärts jederseits nur eine einzige Platte, welche mit der der andern Seite unter Bildung einer Symphyse (Fig. 141, *Sy*) zusammenstösst. Sie ist entweder ganz verknöchert oder bleibt, was für die Urodelen als Regel gilt, die vordere, d. h. kopfwärts gerichtete Partie (Fig. 141, *P*) zeitlebens knorpelig. Ob dieser Abschnitt als Pars pubica oder, was wahrscheinlicher ist, als Pars acetabularis zu deuten ist, lässt sich bis jetzt nicht mit Sicherheit entscheiden (Huxley, Leche). Die hintere, stets verknöcherte Partie (*Is*) ist zweifellos eine Pars ischiadica. Von der Mitte des vorderen Beckenrandes der Urodelen entspringt ein schlanker Knorpelstab, der sich proximalwärts in zwei Schenkel spaltet (Fig. 141, *Ep*, *a* und *b*)[1]). Er tritt bei Anuren, und zwar in etwas anderer Form, nur noch bei Dactylethra capensis (Fig. 143) auf und ist, wie oben schon bemerkt, der schlanken Knorpelgerte (Fig. 135, *c*) am Dipnoërbecken wahrscheinlich als homolog zu erachten. Wir werden dieser **Cartilago epipubis** bei Beutelthieren unter dem Namen der Cartilago marsupialis wieder begegnen.

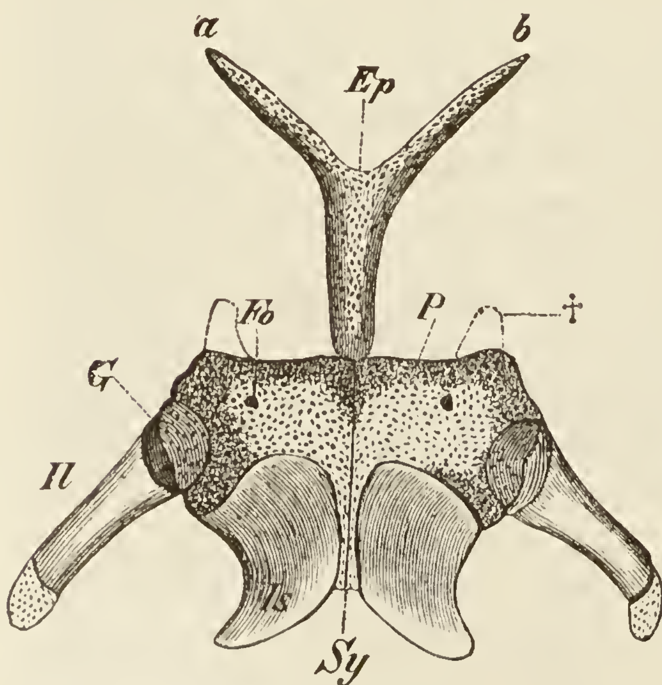


Fig. 141. Becken von Salamandra mac. Ventrale Ansicht. *Il* Ileum, *Is* Ischium, *P* (Pars acetabularis, pubis?), *Fo* Foramen obturatum, *Sy* Symphysis ischio-pubica resp. ischio-acetabularis, † zwei, bei zahlreichen Urodelen vorkommende Protuberanzen, *Ep* Cartilago epipubis mit ihren zwei gabeligen Enden (*a*, *b*), *G* Gelenkpfanne für den Oberschenkel.

1) Die Cartilago epipubis, wofür schon A. Dugès den Namen „marsupial cartilage" aufgestellt hat, kommt nicht allen Urodelen zu; so fehlt sie z. B. Spelerpes fuscus, Proteus, Menobranchus und Amphiuma. Da, wo sie vorkommt, erfolgt ihre Gabelung erst secundär.

In Anpassung an die hüpfende Bewegungsweise der Anuren trifft man hier die Pars iliaca jederseits zu einem langen Stab ausgezogen (Fig. 142, 143, *Il*) und die bei Urodelen horizontal, d. h. in der Ebene der Bauchdecken liegenden, ventralen Plattenhälften erscheinen in der Medianebene der Art zusammengeklappt, dass ein ventralwärts weit ausspringender Kiel resultirt (Fig. 142 und 143). Der Knorpel *Kn* entspricht hier unverkennbar einer Pars acetabularis und darüber liegt die Pars pubica (Fig. 142, 143, *P*).



Fig. 142 *A*.

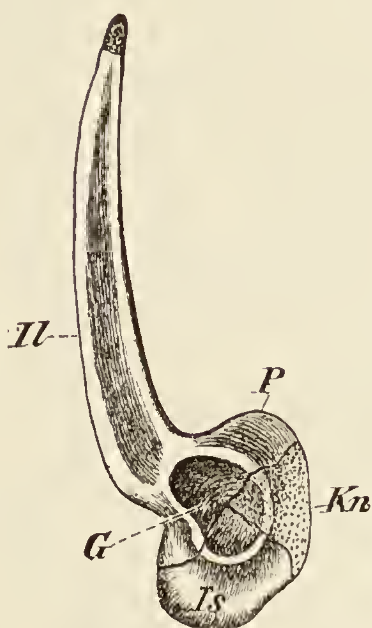


Fig. 142 *B*.

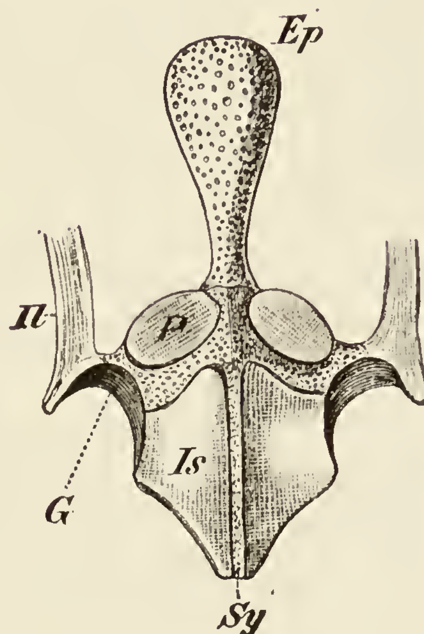


Fig. 143.

Fig. 142. Beckengürtel von Rana esculenta. *A* von der Ventralseite, *B* im Profil. *Il* Ileum, *Is* Ischium durch die knorpelige Pars acetabularis (*Kn*) vom Pubicum (*P*) getrennt, *Cr* in der ventralen Mittellinie vorspringende Crista ischio-pubico-acetabularis, *G* Gelenkpfanne für den Oberschenkel, *Oc* Os coccygis, *Pt* Processus transversus des Sacralwirbels.

Fig. 143. Becken von Dactylethra capensis. Ventrale Ansicht. Nach Hoffmann. *Il* Ileum, *Is* Ischium, *P* Pubicum, *Ep* Epipubis, *Sy* Symphyse, *G* Gelenkpfanne für den Oberschenkel.

Ueber das Verbleiben der Pars pubica im Beckengürtel der heutigen Urodelen lassen sich bis dato noch keine bestimmten Angaben machen; Manches scheint jedoch darauf hinzuweisen, dass dieser Abschnitt, welchen die Vorfahren dieser alten Wirbelthiergruppe einst in voller Ausbildung besassen, im Laufe der Zeit wieder verloren ging.

Eine wesentliche Stütze dafür bildet das Becken von Labyrinthodon Rütimeyeri (Wiedersheim), sowie dasjenige von Dicynodon leoniceps, wo alle drei Beckentheile so enge zusammenliegen, dass kein Foramen obturatum besteht (Owen). Bei Labyrinthodon Rütimeyeri, und dahin gehören auch die Stegocephalen, sehen wir ein deutliches Schambein an das Ischium enge sich anlegen (Fig. 144, *P*).

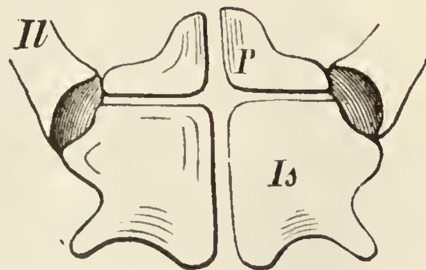


Fig. 144. Das Becken von Labyrinthodon Rütimeyeri. Ventrale Ansicht. *Is* Ileum, *Il* Ischium, *P* Pubicum.

Bei erwachsenen Exemplaren von Gymnophionen und von Siren lacertina fehlt das Becken spurlos, allein es erscheint im Hinblick

auf das früher erwähnte Verhalten der Dipnoër nicht unmöglich, dass es bei letzterem Thier wenigstens, in embryonaler Zeit noch temporär auftritt.

Es ist vielleicht hier der passende Ort, um auf die Verbindung zwischen den Ossa ilei und der Sacralwirbelsäule etwas einzugehen. Bei Fischen und Dipnoërn ist, wie wir sahen, von einer solchen überhaupt keine Rede. Bei Urodelen schiebt sich zwischen die knorpelige Apophyse des Darmbeins und den Processus transversus des Sacralwirbels eine kurze Rippe ein, so dass es sich hier jederseits um zwei Gelenkverbindungen, eine laterale (ilio-costale) und mediale (costo-vertebrale) handelt. In Folge dessen ist die Verbindung zwischen Becken und Wirbelsäule eine sehr bewegliche. Bei Anuren kommt es durch Verschmelzung der Sacralrippe mit dem Sacrum nur noch zu einer einzigen Gelenkverbindung jederseits, die jener oben (bei Urodelen) als lateral bezeichneten entspricht. Gleichwohl bleibt das Gelenk ein sehr ausgiebiges, so dass es sich unter dem Einfluss einer starken Muskulatur (M. coccygeo-iliacus und M. ileo-lumbalis) um ein Vor- und Rückwärtsschieben des Rumpfes sowie um ein Auf- und Niederbiegen des Vorderleibes und um laterale Bewegungen handeln wird (Schiebegelenk). Dies gilt z. B. für Rana. Schon bei Bufonen, in viel stärkerer Ausbildung aber bei Pelobates und den Aglossa (Dactylethra, Pipa) kommt es zu einer starken Verbreiterung der Processus transversi des Sacralwirbels und zugleich zu einer ganz geradlinigen Gelenkfläche, so dass die Bewegungsmöglichkeiten eine bedeutende Beschränkung erfahren und z. B. von seitlicher Bewegung kaum mehr die Rede sein kann. Die Möglichkeit einer Vor- und Rückwärtsbewegung des Rumpfes besteht aber weiter und dies liegt vielleicht im Interesse des Vorstosses des Kopfes beim Fange von Insekten.

Bei allen Vögeln und vielen Säugethieren geht auch der letzte Rest dieser Beweglichkeit verloren, während sie bei andern, wie z. B beim Menschen, wo es sich zwischen Sacrum und Darmbein um eine „Amphiarthrose“ oder um ein „straffes Gelenk“ handelt, auf ein Minimum beschränkt wird (Hilgendorf).

Reptilien.

SAURIER.

Bei Lacertiliern sind die einzelnen Beckentheile wohl unterschieden und nehmen am Aufbau des Acetabulums Theil.

Das wie bei Amphibien schlanke, gegen die Hüftgelenkspfanne aber sich verbreiternde Darmbein erzeugt an seinem Vorderrand einen Fortsatz, den wir als Tuberculum ossis ilei bezeichnen wollen (Fig. 145 †). Derselbe wird uns später beim Dinosaurier- und Vogelbecken wieder interessiren. Bezüglich der Lagerung des Schambeins, welches steil nach

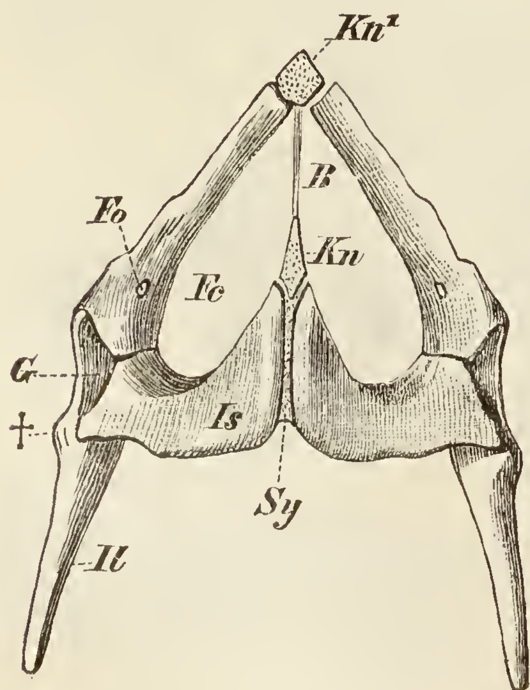


Fig. 145. Becken von Lacerta muralis, Ventralansicht. *Il* Ileum, *Is* Ischium, *Fo* Foramen obturatum im Os pubis, *Kn*, *Kn*¹ Knorpelstücke, welche einerseits der Symphysis ossis ischii, andrerseits der Symphysis ossis pubis aufsitzen, *B* fibröser Verbindungsstrang zwischen beiden, *Fc* Foramen cordiforme, † Tuberculum ossis ilei, *G* Gelenkpfanne.

vorn gegen die Medianebene gerichtet ist, verweise ich auf das bei der Einleitung über das Becken Gesagte. Es resultirt daraus eine sehr weite Oeffnung zwischen ihm und dem Ischium, welche von der andern Seite bei Lacerta muralis nur durch einen, der Symphysis ossis ischii aufsitzenden, nach vorn in einen fibrösen Strang sich verlängernden Knorpelzapfen getrennt wird (Fig. 145, *Kn*, *B*). Man hat diese Oeffnung mit Foramen cordiforme und nicht mit Foramen obturatum zu bezeichnen, denn letzteres ist bei Lacertiliern im Schambein selbst gelegen (Fig. 145, *Fo*).

Bei Agamen verharrt das Os pubis in seiner embryonalen Stellung d. h. behält eine ganz transverselle Lage; ferner werden hier beide herzförmige Löcher durch ein vom Ischium zum Pubis reichendes Knorpelseptum vollständig von einander getrennt. Zwischen die medialen Enden der schlanken Ossa pubis von Lacerta muralis schiebt sich ein kleiner, rautenförmiger Knorpel hinein (Fig. 145, *Kn*[1]), der vielleicht als ein letzter Rest der Cartilago epipubis der Amphibien zu betrachten ist. Das bei vielen Sauriern vom Hinterende der Symphysis ossis ischii zur Kloake sich erstreckende Band enthält einen kleinen Knochen, das Os hypo-ischium. Er ist ebenso schwer zu deuten, wie die zwei kleinen am vorderen Ende der Symphysis pubis befestigten Knöchelchen der Chamaeleonten (C. K. Hoffmann). Das Becken von Hatteria zeigt von demjenigen der übrigen Saurier keine wesentliche Abweichung, das rechte und linke Foramen cordiforme ist durch einen Knorpelfaden getrennt. Die Scinke besitzen Rudimente des Ileum, die Tortricinen, Typhlopiden und Peropoden solche der Scham-Sitzbeine.

SCHILDKRÖTEN.

Bei Schildkröten, wo ebenfalls die drei Haupttheile des Beckens gut ausgebildet sind, existiren auf der Ventralseite auch jene grossen Oeffnungen zwischen Os pubis und ischii. Da aber hier durch die sie verschliessende Membran der Nervus obturatorius durchtritt, so ersieht man daraus, dass sie nicht nur einem Foramen cordiforme, sondern zugleich auch einem Foramen obturatum entsprechen, dass also letzteres in jenem aufgegangen ist.

Ein weiter Unterschied von den Lacertiliern liegt darin, dass die Oeffnung ringsum (also auch medianwärts) von Knochen umgeben wird. So wenigstens bei Land- und Süsswasserschildkröten; bei Seeschildkröten dagegen sind beide Oeffnungen, ähnlich wie bei Lacertiliern, nur durch einen Knorpelstab von einander getrennt. Jenes Verhalten tritt übrigens bei Cheloniern nicht unvorbereitet auf, sondern ist schon bei Monitoren angebahnt. Reste einer Cartilago epipubis finden sich bei Cheloniern in weitester Verbreitung und ebenso sind zapfenartige

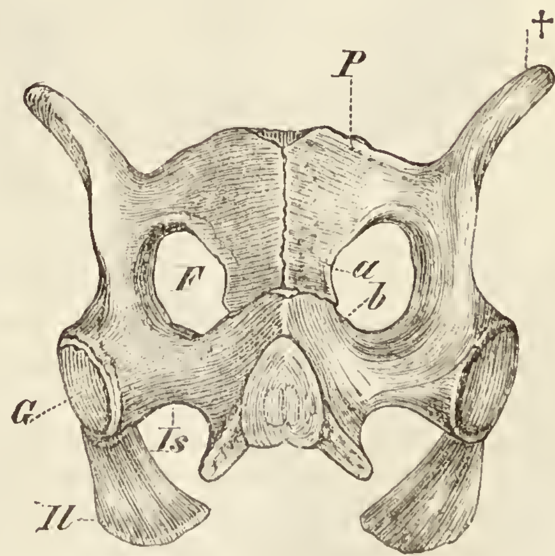


Fig. 146. Becken von Testudo, ventrale Ansicht, nach C. K. Hoffmann. *Il* Ileum, *Is* Ischium, *P* Pubicum, *F* Foramen cordiforme + obturatum, *a* Ramus descendens O. pubis, *b* Ramus ascendens O. ischii, † hornartiger Fortsatz lateralwärts am oberen Schambeinrand, *G* Gelenkpfanne.

Fortsätze am vorderen Rand des Os pubis (Fig. 146 †) als Erinnerungen an manche Urodelen, z. B. an Spelerpes aufzufassen (vergl. Fig. 141, †). Sie finden sich auch bei Hatteria. Am meisten erinnert Trionyx an die Urodelen und zwar nicht nur durch die eben berührten Punkte, sondern auch durch die bei jungen Thieren existirende Verbindung des Darmbeins mit nur einem Sacralwirbel resp. einer Sacralrippe und ferner durch die Anordnung der Beckennerven (C. K. Hoffmann).

CROCODILIER.

Auch hier legen sich zwar alle Beckentheile einer Seite noch als ein Knorpelcontinuum an, allein das im Embryo noch rein transversell liegende und erst später steil nach vorwärts sich aufrichtende Os pubis wird später aus dieser Verbindung durch die gleich näher zu betrachtende Pars acetabularis hinausgedrängt und nimmt in Folge dessen am Aufbau der Pfanne keinen Antheil.

Fig. 147. Becken von einem jungen Alligator lucius. *A* ventrale, *B* seitliche Ansicht. *Il* Ileum, *Is* Ischium, *P* Pubicum, *Sy* Symphysis ossis ischii, *F* Foramen cordiforme + obturatum, *B* fibröses Band zwischen Symphysis pubis und ischii, † Pars acetabularis, welche sich zwischen den Fortsatz *a* des Ileums und des Pubicums einschiebt, *b* Loch in der Hüftgelenkspfanne nach rückwärts von den beiden zusammenstossenden Fortsätzen *a* und *b* des Ileums und Ischiums begrenzt, * Andeutung des hier bei Dinosauriern und Vögeln nach vorne auswachsenden Ileums, *G* Gelenkpfanne für den Oberschenkel, *I*, *II* erster und zweiter Sacralwirbel, *M* fibröse Membran zwischen den Vorderenden der beiden Schambeine und dem letzten Bauchrippenpaar (*BR*).

Das Acetabulum ist durchbrochen (Fig. 147, *B*, *b*) und diese Lücke wird durch fibröses Gewebe ausgefüllt. Ausser zwei Fortsätzen des

Darmbeines (Fig. 147, *B*, *a*, *a*) betheiligt sich auch das Sitzbein mit einer Doppelspange an der Bildung des Acetabulums und auch die Pars acetabularis (Fig. 147 *B*, †) kommt dabei in Betracht. Letztere bleibt bei Alligator lange knorpelig und geht, wie es scheint, eine selbständige Verknöcherung ein.

Bei den Crocodiliern begegnen wir zum ersten Mal einer bedeutenderen Flächenvergrösserung des Darmbeins, und es lässt sich daran ein längerer hinterer und ein kürzerer vorderer Fortsatz unterscheiden. Letzterer ist uns in Form eines kleinen Höckerchens (Fig. 145, †) schon bei Lacerta muralis begegnet und etwas stärker entwickelt findet er sich auch bei Monitor. Eine ungleich stattlichere Entwicklung als bei all den genannten Thieren zeigt er beim Crocodil (Fig. 147 **B**, *) und dieses Verhalten führt zu dem Becken der Dinosaurier und von da endlich zu dem der Vögel (Ratiten) hinüber. Bei letzteren (Fig. 150) ist er zu einer breiten, praeacetabularen Verlängerung des gesammten Darmbeins geworden. Dieselbe kommt übrigens auch schon bei Dinosauriern (Fig. 148, 149, * *il*) in ganz extremer Entwicklung vor, so z. B. bei Stegosaurus ungulatus (Marsh) und bei Iguanodon Bernissartensis (Dollo).

Entsprechend den fast in der Längsaxe des Körpers nach vorne sich erstreckenden Ossa pubis der Crocodilier findet sich zwischen ihnen und den Sitzbeinen ein sehr geräumiges Foramen cordiforme resp. obturatum. Es wird durch ein median gelagertes, fibröses Band in zwei Hälften getheilt und dieses hängt durch die Symphysis pubis hindurch mit einer sehr festen Bindegewebsplatte zusammen, welche das letzte Bauchrippenpaar mit den breiten Knorpelapophysen der Ossa pubis fest verlöthet. (Fig. 147, ***B***, ***M.***)

DINOSAURIER UND VÖGEL.

Hier ist das Schambein (Fig. 148, 149, p^1, p^1), welches von

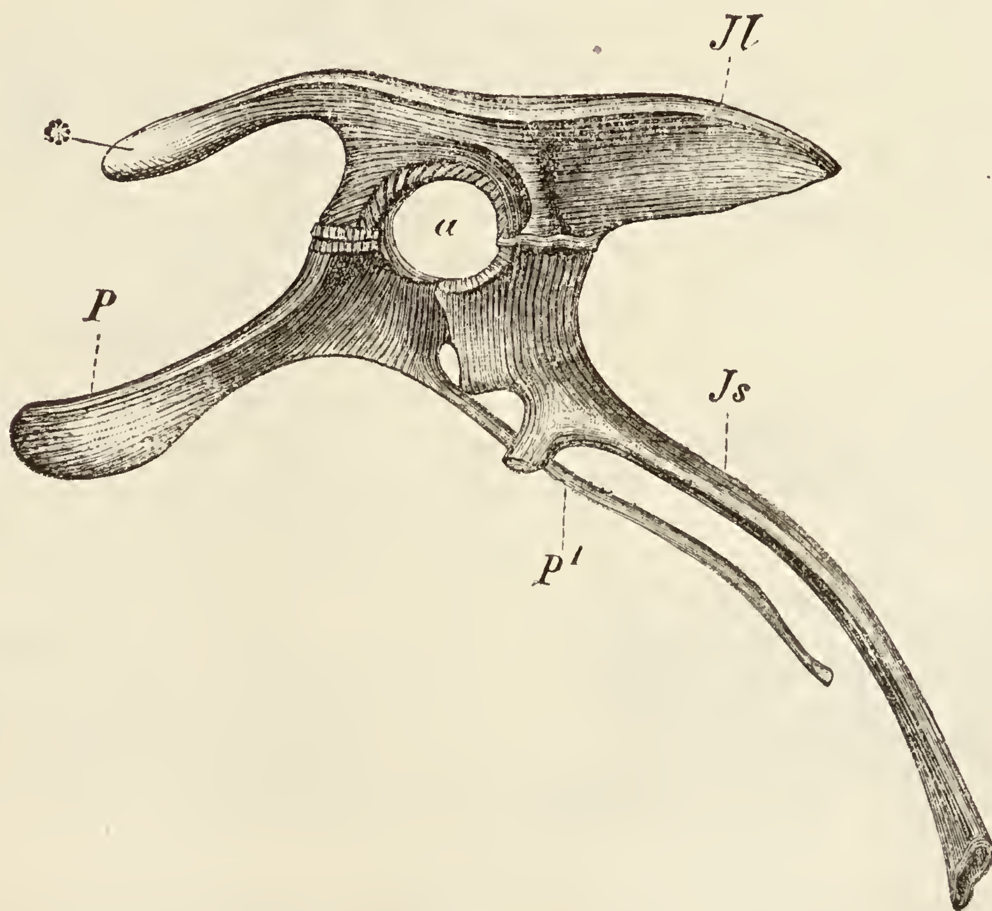
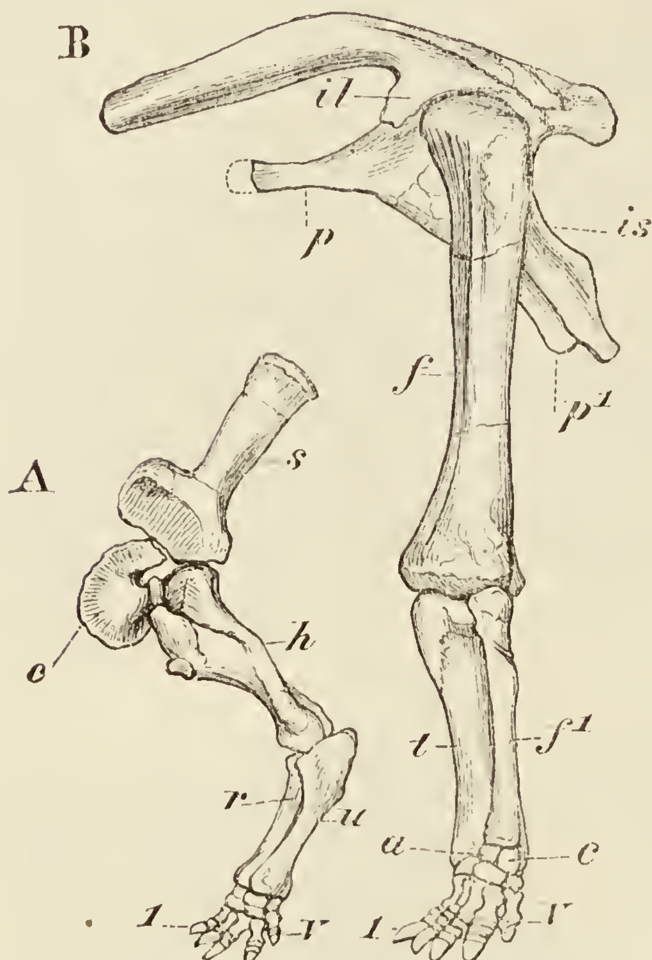


Fig. 148. Becken des Iguanodon Bernissartensis. Nach Dollo. * Praeacetabularer —, *Il* postacetabularer Fortsatz des Ileums, *a* Acetabulum (durchbrochen), *P* Pars acetabularis (Os acetabuli), P^1 Os pubis, *Is* Os ischii.

einem discreten Ossificationspunkt aus verknöchert, gertenartig schlank und (Fig. 149, p^1) parallel dem stärker entwickelten Sitzbein nach hinten gerichtet.



Nicht ganz leicht ist der Fortsatz *p*, *p*, (Fig. 148, 149) des Dinosaurier-Beckens zu deuten. Er ragt nach vorne, ventralwärts und zugleich nach auswärts, so dass es sich zwischen den Hälften beider Seiten um keine Symphyse gehandelt haben wird. Er kann nur einer stark ausgewachsenen Pars acetabularis entsprechen und Spuren davon finden sich auch noch bei recenten Vögeln, so z. B. bei Apteryx, Dromaeus und bei Geococcyx (Fig. 151, *p*).

Fig. 149. Die gesammte vordere (*A*) und hintere (*B*) Extremität von Stegosaurus ungulatus, von der linken Seite, nach Marsh. *S* Scapula, *c* Coracoid, *h* Humerus, *r* Radius, *u* Ulna, *I—V* erster bis fünfter Finger, *il* Ileum, *is* Ischium, *p* Pars acetabularis, p^1 Pubicum, *f* Femur, *t* Fibia, f^1 Fibula, *a* Astragalus, *c* Calcaneus.

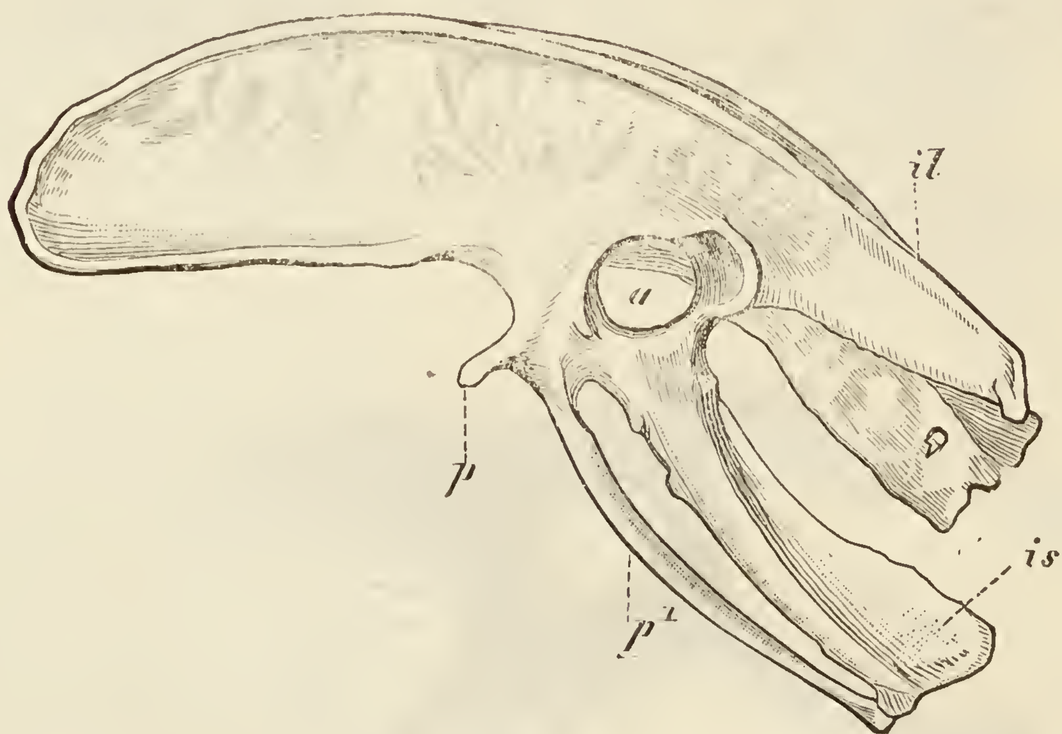


Fig. 150. Becken von Apteryx australis, seitliche Ansicht, nach Marsh. *il* Ileum, *is* Ischium, *p* Pars acetabularis, p^1 Pubicum, *a* Acetabulum.

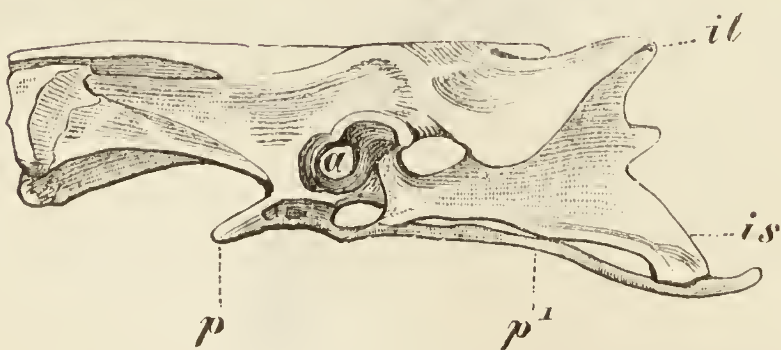


Fig. 151. Becken von Geococcyx californianus, seitliche Ansicht, nach Marsh. Erklärung wie in Fig. 150.

Das Vogel-Darmbein erstreckt sich in Folge einer vorwärts und rückwärts gerichteten Flächenverbreiterung über eine ungleich grössere

Zahl von Wirbeln als dies bei Dinosauriern der Fall ist und kommt parallel zur Längsaxe der Wirbelsäule zu liegen.

Gleichwohl ist auch dieses Verhalten schon bei Dinosauriern (z. B. bei Stegosaurus) angedeutet. Hier (Fig. 149, **B**) dehnt sich sogar der praeacetabulare Fortsatz des Darmbeins weiter nach vorne aus als bei irgend einem Vogel und geht dieselben, oben angedeuteten Beziehungen zur Wirbelsäule ein. Der postacetabulare Abschnitt dagegen ist sehr kurz, kaum ein Drittel so lang wie der vordere und darin liegt immerhin noch eine grosse Differenz mit den Vögeln.

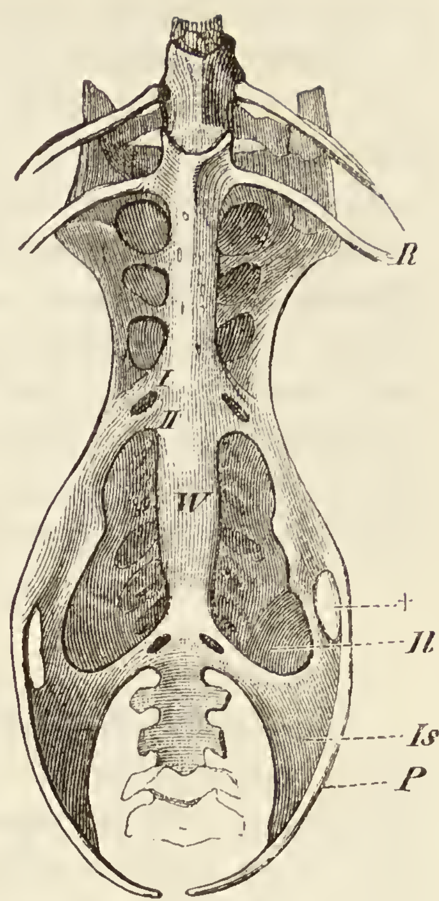


Fig. 152. Becken von Strix bubo. Ventral-Ansicht. *I*, *II* Primäre Sacralwirbel. *W* Die dahinter liegenden, durch Concrescenz vereinigten, secundären Sacralwirbel. Zwischen *I* und *R* liegen ebenfalls solche. *Il* Ileum, *Is* Ischium, *P* Pubicum, † Lücke zwischen Os ilei und Os pubis. *R* Letztes Rippenpaar.

Worin aber beide wieder mit einander übereinstimmen, das ist die Configuration des Acetabulums, welches bei beiden, wie bei Crocodiliern, durchbrochen ist. Während beim erwachsenen Vogel alle Nähte zwischen den einzelnen Beckentheilen verstreichen, bleiben letztere bei allen Dinosauriern, mit Ausnahme des carnivoren Ceratosaurus nasicornis aus der Gruppe der Theropoda (vergl. Fig. 109), getrennt.

Ursprünglich sind die distalen Enden des Scham- und Sitzbeines bei Vögeln getrennt und wenn hie und da eine knöcherne Vereinigung beider vorkommt, so ist diese als eine secundäre Erwerbung aufzufassen. Bei Ratiten und Dinornis kommt es zwischen dem, hinter der Pfanne liegenden, Abschnitt des Darmbeins und dem Sitzbein nie zu einer synostotischen Verlöthung und nur bei Struthio unter allen Vögeln treten die Schambeine zu einer eigentlichen Symphyse zusammen, sonst sind sie immer nur durch Bänder vereinigt.

Das Archaeopteryx-Becken ist nur sehr unvollkommen bekannt; so weiss man z. B. von einem Os pubis oder einer Pars acetabularis gar Nichts. Das Ileum besass eine breite, praeacetabulare und eine lange, schlank ausgezogene postacetabulare Partie. Die beiden Sitzbeine scheinen mit ihren Hinterenden in der Medianebene eine Symphyse erzeugt zu haben (Dames).

Nach Alice Johnson bildet der Beckengürtel und die Oberschenkelanlage bei Hühner-Embryonen eine einzige, zusammenhängende Knor-

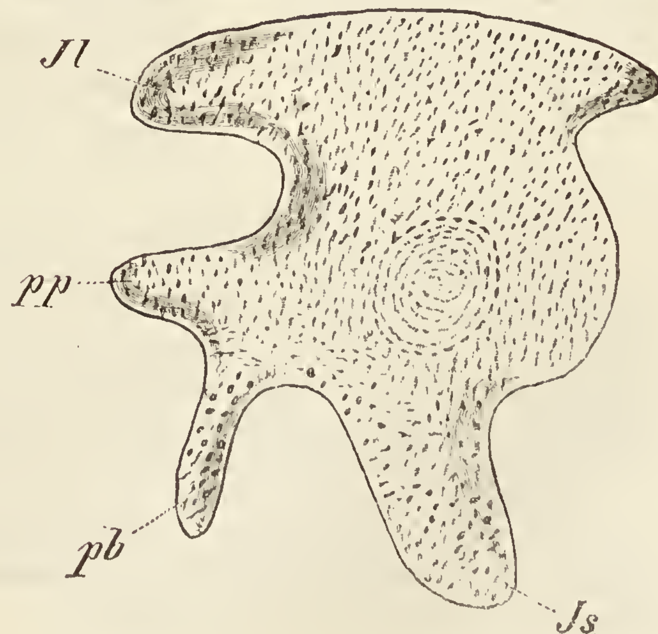


Fig. 153. Becken eines Hühner-Embryos nach Alice Johnson. *Il* Ileum, *pp* Pars, acetabularis, *pb* Pubis, *Is* Ischium.

pelmasse. Zuerst wächst dann dorsalwärts die Pars iliaca und abwärts die Pars pubica hervor (Fig. 153, *Il*, *pb*). Darauf folgt das Ischium (*Is*), ab — und zugleich einwärts sich wendend. Schliesslich gabelt sich die Pars pubica in zwei Portionen, wovon die vordere einer Pars acetabularis, die hintere dem späteren Os pubis entspricht (*pp*, *pb*). Während erstere, über deren Uebereinstimmung mit dem betreffenden Fortsatz des Dinosaurier-Beckens man nicht zweifelhaft sein kann, bald im Wachsthum stehen bleibt, wächst das Ilium immer weiter schwanz- und kopfwärts aus und, was speciell die postacetabulare Partie desselben betrifft, so geht sie allmälig zusammt dem ebenfalls weit nach hinten auswachsenden Pubis aus einer ursprünglich fast rein transversellen Stellung in eine mehr horizontale über. Jetzt erst beginnt das Femur sich zu differenziren.

SÄUGER.

Die drei Haupt-Stücke des Säugethierbeckens bleiben sehr lang durch Knorpelzonen getrennt, d. h. kommen erst sehr spät zur Verwachsung. Stets spielt das Schambein beim Aufbau des Acetabulums den andern Knochen gegenüber eine untergeordnete Rolle, ja es kann, ähnlich wie bei Crocodiliern, da und dort gänzlich davon ausgeschlossen sein. (Vergl. hierüber die später folgenden Bemerkungen über die Pars acetabularis).

Eine mediale Verbindung der beiderseitigen Scham- und Sitzbeinhälften unter der Form einer Symphysis pubis et ischii kommt noch bei Monotremen, Beutelthieren, den meisten Nagern, Insectivoren und Hufthieren vor, woraus eine langgestreckte Beckenform resultirt. Bei manchen Insectivoren und Carnivoren, noch ausgeprägter aber bei den höchsten Typen, den Primaten, kommt es mehr und mehr nur zu einer Verbindung der beiden Schambeine (Symphysis ossis pubis). Das Foramen obturatum ist stets durch eine medianwärts erfolgende Vereinigung des Scham- und Sitzbeines je einer Seite rings von Knochen umrahmt[1]).

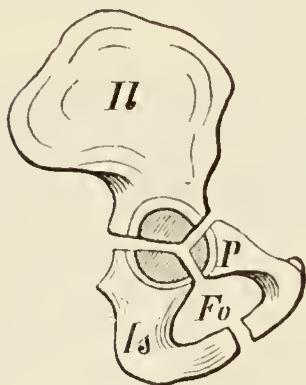


Fig. 154. Becken des Menschen, rechte Hälfte von aussen. Alle drei Beckenknochen, O. ilei (*Il*), O. ischii (*Is*) und O. pubis (*P*) im Acetabulum noch getrennt, *Fo* Foramen obturatum.

Eine so starke Divergenz der Darmbeine, wie sie das menschliche und vor Allem das weibliche Becken besitzt, kommt unter den Säugern fast nirgends mehr zur Beobachtung, stets tritt uns vielmehr eine lange und schmale Beckenform entgegen und nirgends existiren, in Anpassung an den Geburtsmechanismus, so bedeutende sexuelle Differenzen, wie beim Menschen.

---

1) In keiner Säuger-Gruppe herrschen grössere Mannigfaltigkeiten in der Formation des Beckengürtels als bei den Insectivoren. Es beruht dies vorzugsweise auf dem wechselnden Verhalten der Schamfuge, die, wie oben schon erwähnt, z. Th. vom Scham- und Sitzbein gebildet wird, was überhaupt als das ursprüngliche Verhalten anzusehen ist. Bei einigen weichen die Schambeine weit auseinander, so dass zwischen ihnen als Verbindungsstück ein Knorpelband auftritt, das verknöchernd ein selbständiges Stück darstellen kann (Leche).

Dahin gehört auch wohl das von P. Albrecht bei Bradypus, Dasypus und Choloepus beschriebene, zwischen dem Zusammenstoss der Ossa pubis liegende unpaare, in der Jugend aber paarige Knöchelchen. In höherem Alter kann es wohl mit der Masse der Schambeine verschmelzen.

Der Winkel, welchen die Axe des Darm- und Kreuzbeines mit einander erzeugen, wird von den Monotremen aus durch die Reihe der Säugethiere hindurch bis zu den Nagern immer spitzer.

Der Schwund der Hinterextremitäten ist natürlich auch auf den Beckengürtel von Einfluss, so dass letzterer z. B. bei Walthieren auf zwei in den Leibesdecken steckende Knochen reducirt ist. Diese sind als rudimentäre Scham-Sitzbeine zu betrachten und stehen weder unter sich, noch mit der Wirbelsäule in Verbindung.

Bei Beutelthieren und Monotremen beiderlei Geschlechtes erheben sich vom vordern Rande des Schambeines rechts und links von der Mittellinie zwei starke Knochen, welche in gerader oder schiefer Richtung nach vorne ragen und, obgleich sie eigentlich keine directen Beziehungen zum Marsupium besitzen, **Beutelknochen** (Ossa marsupialia) genannt werden.

Sie sind knorpelig präformirt und ihre Verbindung mit dem Schambein erfolgt durch straffes Bindegewebe und durch kein eigentliches Gelenk [1]).

Sie entziehen sich vorderhand jeder sicheren morphologischen Beurtheilung, doch mag hier noch einmal an den früher schon erwähnten unpaaren Knorpel des Dipnoër- und Urodelen-Beckens, d. h. an die Cartilago epipubis erinnert sein. Interessant ist es, dass sich auch beim Hund und Fuchs im Bereich des Poupart'schen Bandes Bildungen finden, die sich vielleicht als die letzten Ueberreste von Beutelknochen deuten lassen (Huxley), doch erheischt dieser Punkt eine wiederholte Prüfung. Ihre Beziehung zum Musculus pyramidalis wird uns in dem myologischen Abschnitte dieses Buches wieder beschäftigen.

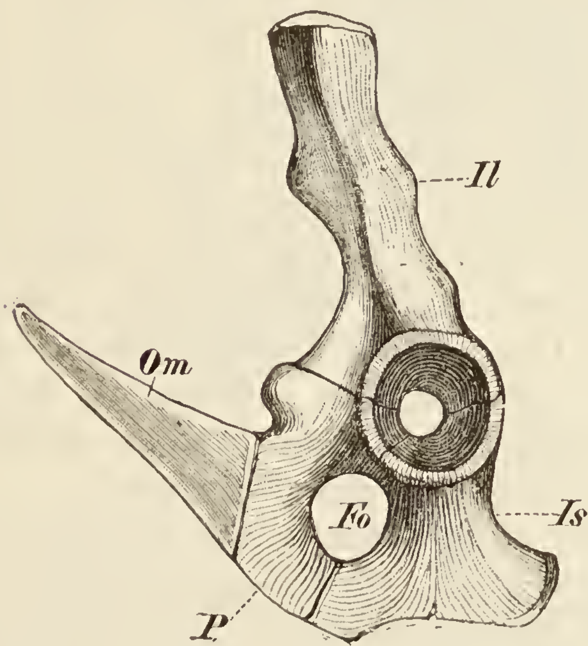


Fig. 155.

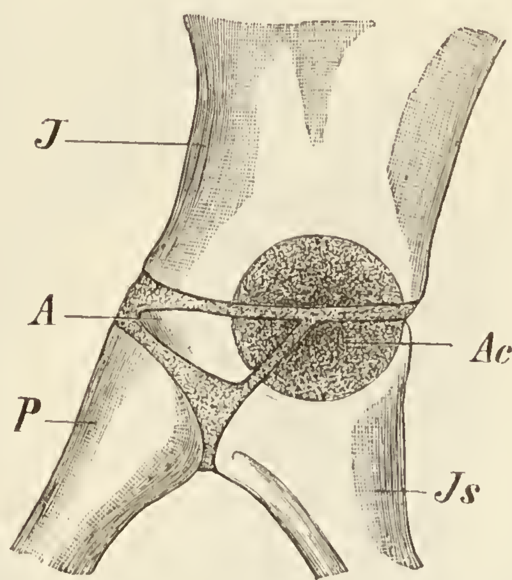


Fig. 156.

Fig. 155. Becken von Echidna, linke Hälfte von aussen. Nach Gegenbaur. *Il* Ileum, *Is* Ischium, *P* Pubicum, *Om* Ossa marsupialia, *Fo* Foramen obturatum.

Fig. 156. Lagebeziehungen der Pars acetabularis zu den übrigen Knochen des Säugethierbeckens. *Ac* Acetabulum, *A* Pars acetabularis, *I* Ileum, *Is* Ischium, *P* Pubicum.

Was die **Pars acetabularis** des Säugethierbeckens betrifft, so ist sie bei zahlreichen Vertretern sämmtlicher Hauptgruppen, mit Aus-

---

1) Bei Thylacinus, dem grössten aller lebenden Beutler, werden sie nur durch kleine abgeplattete Faserknorpel, mit einigen eingesprengten Knochenpartikelchen dargestellt (Owen).

nahme der Monotremen und Fledermäuse, nachgewiesen. Stets liegt sie kopfwärts von der Incisura acetabuli und ist verhältnissmässig am stärksten bei Talpa entwickelt, indem sie hier sowohl das Schambein als auch das Darmbein von der Pfanne ausschliesst. Im Gegensatz dazu wird bei der weitaus grösseren Zahl der Säuger nur das Schambein davon ausgeschlossen. Nie ist dies bei dem Sitzbein der Fall.

Bei älteren Individuen kann die Pars acetabularis mit jedem der drei andern Beckenknochen verschmelzen, so z. B. beim Menschen und den Beutelthieren mit dem Schambein, was übrigens der seltenere Fall ist. Bei allen Pinnipedia betheiligen sich sämmtliche vier Beckenstücke am Aufbau des Acetabulums.

Stets wird die Pars acetabularis viel später, als die übrigen Bekkenelemente angelegt und verknöchert auch viel später. Von den übrigen Beckenknochen verknöchert das Schambein zuletzt (W. Leche).

Freie Gliedmaassen.

Fische.

DIPNOËR.

Bei Ceratodus, dessen Gliedmaassen ihren ursprünglichen Charakter viel reiner bewahren, als diejenigen der übrigen Dipnoër, wo starke Rückbildungen vorkommen, handelt es sich um einen, die ganze Flosse durchziehenden, axialen Knorpelstrang, der aus circa 24 kettenartig aneinander gefügten, cylindrischen oder auch mehr quadratischen Gliedern besteht (Fig. 157). Das erste mit dem Schultergürtel articulirende Glied (*a*) ist zugleich das längste. Es besitzt an seinem oberen Ende eine Grube, ist leicht gekrümmt und trägt keine seitlichen Knorpelstäbchen, wohl aber existiren solche vom zweiten an (*b*), welches zugleich das breiteste ist, und von hier beobachten wir an allen, peripherwärts immer kleiner werdenden Gliedstücken dasselbe Verhalten.

Die seitlich aufgereihten Knorpelstäbchen können wieder zwei-, drei- und vierfach gegliedert sein und ihrerseits wieder minimale Seitensprossen tragen (††). Viel einfacher d. h. nur eingliedrig erscheinen die seitlichen Knorpelstäbchen von der Mitte der Flosse an gegen die Peripherie, wo sie auch successive kleiner und kleiner werden. Meistens sitzen sie auf kurzen, seitlichen Prominenzen am distalen Ende je eines Gliedstückes der axialen Knorpelkette, doch können sie auch von der Mitte eines solchen entspringen, in welchem

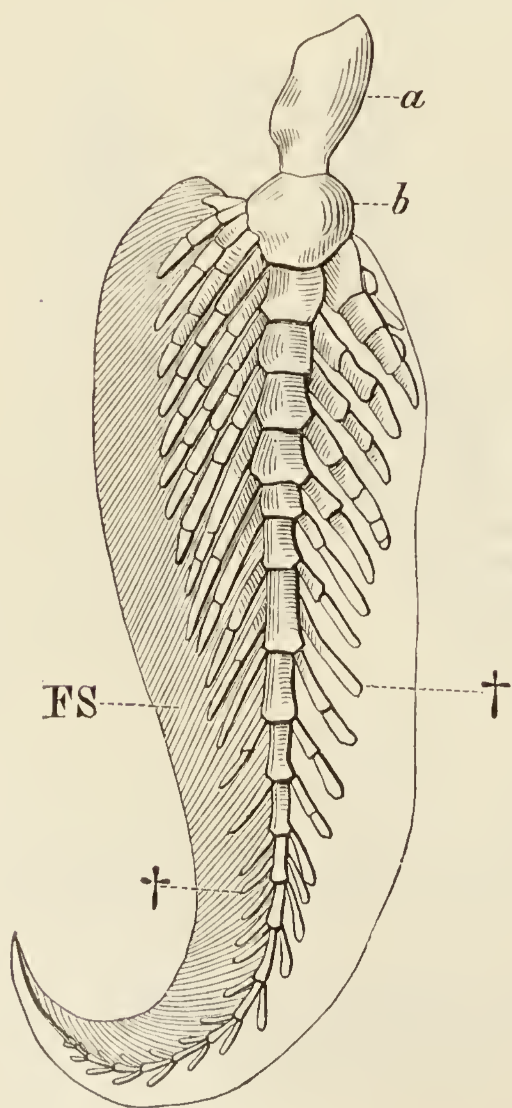


Fig. 157. Brustflosse von Ceratodus Forsteri. *a*, *b* Die zwei ersten Gliedstücke des axialen Hauptstrahles, †† Nebenstrahlen, *FS* Hornfäden, welche nur auf einer Seite erhalten sind.

Fall dann dessen hervorragende Länge dafür spricht, dass es wohl aus zwei Gliedern zusammengeflossen ist. Zwischen rechts und links herrscht bezüglich der Zahl, Grösse und Form der einzelnen Seitensprossen durchaus keine Symmetrie, ja es scheint die Regel zu sein, dass auf der einen Seite eine ungleich grössere Zahl und reichere Gliederung existirt, als auf der andern.

Gegen die Peripherie zu stecken sie in den auch bei den Selachiern schon erwähnten, zweischichtig angeordneten Hornfäden, welche durch eine fibröse Membran vereinigt, wesentlich zur Verbreiterung der Flosse beitragen. Das ganze Organ erweckt, nachdem der Knorpel rein präparirt vorliegt, den Eindruck eines Federbartes (Fig. 157) und man kann daran bei natürlicher Lage eine laterale und eine mediale Fläche unterscheiden. In Folge dessen handelt es sich um eine dorsal und eine ventral gerichtete Radienreihe; erstere ist, wie oben schon angedeutet, die reicher gegliederte.

Dass dieser Organisationsplan der Brustflosse auch bei untergegangenen Fischgeschlechtern eine Rolle gespielt haben muss, steht unzweifelhaft fest und ich möchte dabei nur an den aus der Permformation stammenden Xenacanthus Decheni erinnern.

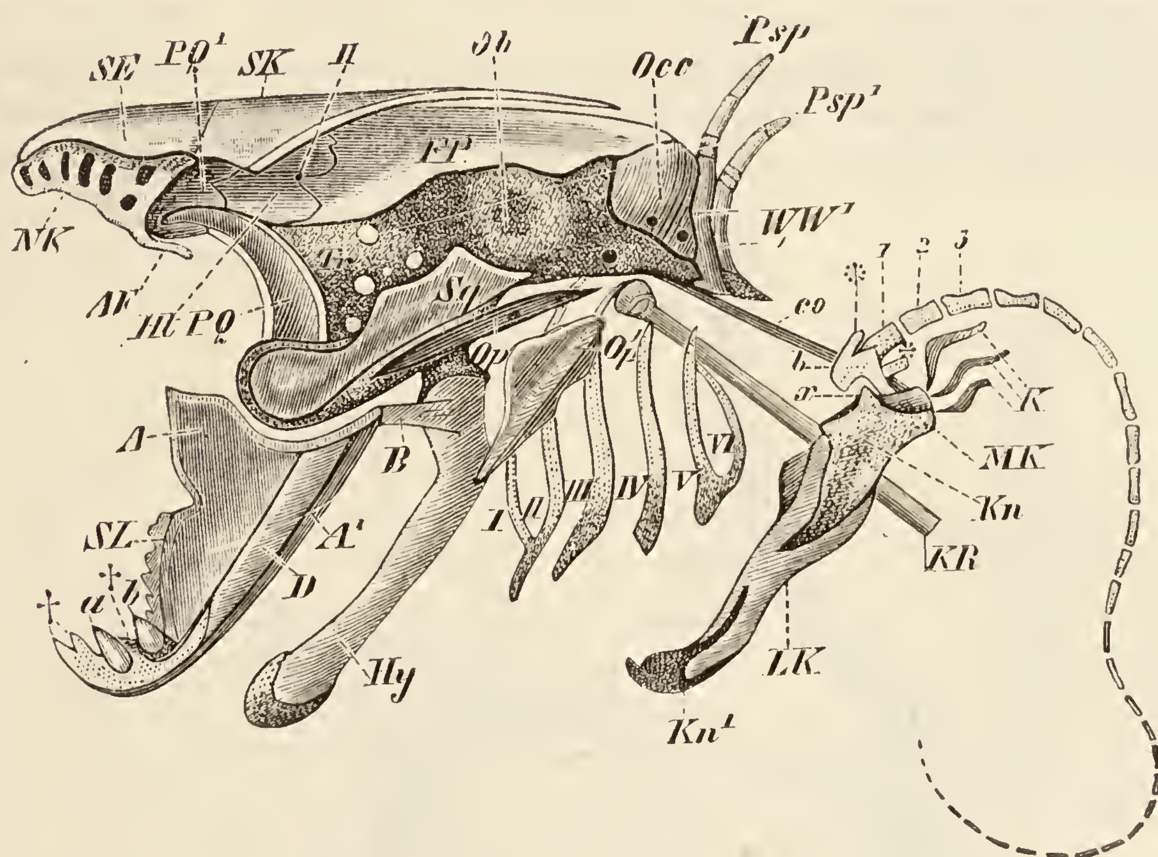


Fig. 158. Kopfskelet, Schultergürtel und vordere Extremität von Protopterus. *W*, *W*¹ In das Kopfskelet einbezogene Wirbelkörper mit ihren Processus spinosi (*Psp*, *Psp*¹), *Occ* Supraoccipitale mit den Hypoglossuslöchern, *Ob* Ohrblase, *Tr* Trabekel mit den Oeffnungen für den Trigeminus und Facialis, *FP* Fronto-Parietale, *Ht* Häutige Fontanelle vom Opticusloch (*II*) durchbohrt, *SK* Sehnenknochen, *SE* Supra-Ethmoid, *NK* Knorpelige Nasenkapsel, *AF* Antorbitalfortsatz (der Labialknorpel, welcher eine ähnliche Lage und Richtung hat, ist nicht eingezeichnet), *PQ* Palato-Quadratum, welches bei *PQ*¹ mit dem der andern Seite convergirt, *Sq* Squamosum, das Quadratum bedeckend, *AA* Articulare durch ein fibröses Band (*B*) mit dem Hyoid (*Hy*) verbunden, *D* Dentale externum, †† frei zu Tage liegender, in Prominenzen auswachsender Meckel'scher Knorpel, *SL* Schmelzleiste, *a*, *b* zwei Zähne, *Op*, *Op*¹ Rudimentäre Opercularknochen, *I—VI* die sechs Branchialbogen, *KR* Kopfrippe, *LK*, *MK* Laterale und mediale, den Schulterknorpel (*Kn*, *Kn*¹) einscheidende Knochenlamelle, *co* fibröses Band, welches das obere Ende des Schulterbogens mit dem Schädel verbindet, *x* Gelenkkopf des Schultergürtels, mit welchem das Basalglied (*b*) der freien Extremität articulirt, ** rudimentäre Seitenstrahlen (biserialer Typus) desselben, 1, 2, 3 die drei nächsten Glieder der freien Extremität.

Bei den übrigen Dipnoërn, d. h. bei Lepidosiren paradoxa begegnen wir ebenfalls einem ähnlichen Flossenskelet, doch sind hier die seitlichen Strahlen entweder nur auf eine Seite beschränkt oder fehlen sie, gänzlich. Eine Ausnahme davon existirt jedoch am obersten Glied der axialen, aus circa 40 Gliedern bestehenden Knorpelkette, indem hier constant zwei kleine, zapfenartige Gebilde als letzte Reste von solchen getroffen werden.

Das radienfreie, lange Basalglied der Ceratodusflosse scheint den übrigen Dipnoërn zu fehlen. Aus diesen Reductionsverhältnissen resultirt eine ganz andere Flossenform als bei Ceratodus, d. h. sie ist nicht mehr breit, paddelförmig, sondern erscheint nur als ein langer, wurm- oder fadenartiger Anhang des Rumpfes, der nicht mehr als Locomotions-, sondern höchstens als Fühlorgan fungiren kann. Schliesslich sei noch erwähnt, dass bei Dipnoërn Brust- und Bauchflosse in ihrem Bau vollständig mit einander übereinstimmen.

SELACHIER.

Hier verbindet sich die **Brustflosse** gewöhnlich durch drei grössere, sehr verschieden geformte Knorpelstücke mit dem Schultergürtel. Dass diese aus einem Multiplum von Einzelstrahlen hervorgegangen zu denken sind, erhellt aus dem, was ich früher über die Entwicklung der Selachierflossen mitgetheilt habe.

An diese reiht sich in peripherer Richtung eine, gewöhnlich sehr bedeutende Anzahl kleiner, oft mosaikartig angeordneter Knorpelstückchen,

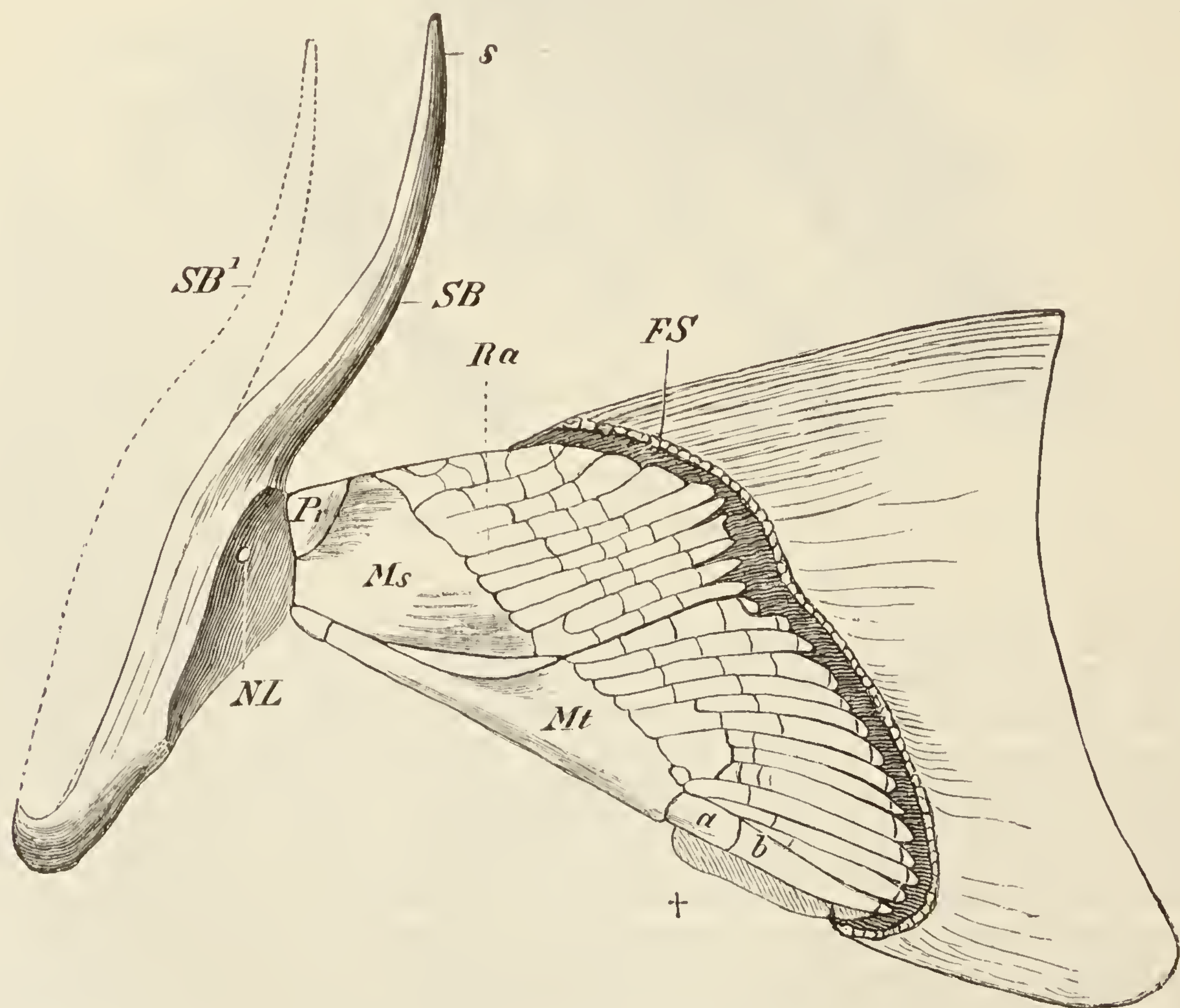


Fig. 159. Schultergürtel und Brustflosse von Heptanchus. *SB*, *SB*¹ Schultergürtel, bei *NL* von einem Nervenloch durchbohrt, *Pr*, *Ms*, *Mt* die drei Basalstücke der Flosse, das Pro-, Meso- und Metapterygium. *Ra* knorpelige Flossenstrahlen (Radien), *a*, *b* in der Axe des Metapterygiums liegender Hauptstrahl der Flosse, † jenseits des letzteren liegender Strahl (Andeutung eines biserialen Typus), *FS* durchschnittene Hornfäden.

die in der Regel, genau wie die grösseren proximalen Stücke, durch straffes Bindegewebe zusammengehalten werden. Ausserdem setzt sich noch über dieses Knorpelstück die chagrinartige, von kleinen Zähnchen und Kalkplättchen durchsetzte Haut fort und peripher reihen sich daran die bekannten Hornfäden, die, indem sie sich über das im Verhältniss zu ihnen oft nur kleine Knorpelskelet auf beiden Seiten eine Strecke weit herüberschieben, ein weiteres Fixationsmittel für dasselbe abgeben und zugleich die Flossenfläche mächtig verbreitern helfen.

Jene drei mit dem Schultergürtel verbundenen Basalstücke (Fig. 159, *Pr, Ms, Mt*) hat Gegenbaur mit dem Namen **Pro-, Meso-** und **Metapterygium** bezeichnet. Letzteres, welches beim Embryo zuerst auftritt, stellt mit dem in seiner Axenverlängerung gelegenen, distalen Stücke (*a, b*) den Hauptstrahl, das **Basipterygium**, dar, an welchen sich die secundären Strahlen anreihen.

Letztere entsprechen der dorsalen Serie der Dipnoërflosse, man spricht übrigens hier besser von einer lateralen Serie, da man an der Brustflosse der Selachier, in Folge einer von innen nach aussen erfolgten Drehung der Flosse, eine dorsale und ventrale Fläche zu unterscheiden hat (Davidoff).

Von einer secundären Strahlenreihe der andern Seite, d. h. von einem biserialen Typus, sind bei Selachiern nur sehr schwache Spuren vorhanden, so bei Heptanchus nur einer (Fig. 159, †), bei andern Selachiern, wie z. B. bei Acanthias zwei, bei Centrophorus drei etc.

So unscheinbar und klein sich diese letzteren auch ausnehmen, so erscheinen sie doch im Hinblick auf die Dipnoër von hoher Bedeutung.

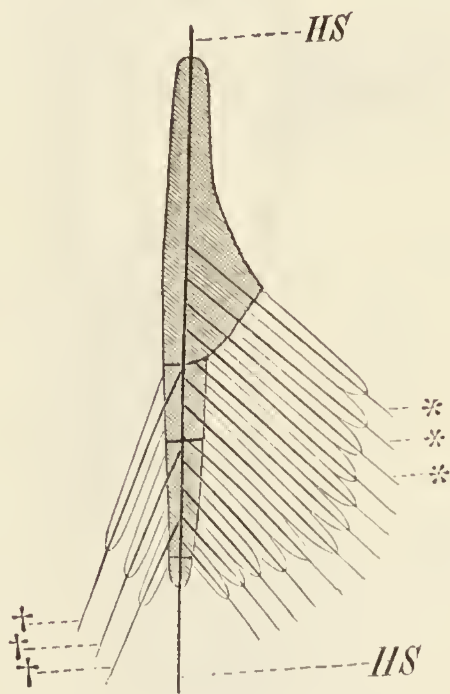


Fig. 160. Schema des überwiegend uniserialen Typus der vorderen Extremität der Selachier. *HS* die durch den Hauptstrahl laufende Axe, *** zahlreiche Nebenstrahlen der einen, ††† spärliche Nebenstrahlen der andern Reihe.

Welcher Flossen-Typus, der uniseriale der Selachier oder der biseriale der Dipnoër, als der ursprünglichere angesehen werden muss, lässt sich bis jetzt nicht mit voller Sicherheit entscheiden. Nur das steht fest, dass sich in dem Flossenskelet der bis jetzt darauf untersuchten Selachierembryonen keine Spur eines biserialen Archipterygiums nachweisen lässt, sondern dass es stets einen uniserialen Charakter trägt. Es kann also hierüber noch nicht das letzte Wort gesprochen werden.

Auf die ungemein variablen Grössen- und Schichtungsverhältnisse, so wie auf die da und dort auftretenden Verschmelzungen der einzelnen Gliedstücke der Selachierflosse kann hier nicht näher eingegangen werden und ebenso kann ich nur kurz erwähnen, dass durch ein Vorwärtswachsen des Metapterygiums bei Squatina der Uebergang gemacht wird zu der ausserordentlich verbreiterten Brustflosse der Rochen (Gegenbaur).

Ich beschränke mich deshalb darauf, die grosse Anzahl von Strahlen in der Brustflosse der Selachier überhaupt noch einmal hervorzuheben und

das Uebergewicht zu betonen, das der metapterygiale Strahl dem Pro- und Mesopterygium gegenüber, welch' letztere schon in der Reihe der Selachier gänzlich fehlen können, gewinnt. Es liegt darin insofern ein bedeutungsvolles Moment, als wir hoffen dürfen, jenen auch bei höheren Typen wieder eine hervorragende Rolle spielen zu sehen.

Was die Hinterextremität, d. h. die **Bauchflosse,** der Selachier betrifft, so ähnelt sie der vorderen, doch bleibt sie auf niedrigerer Entwicklungsstufe stehen, was sich vor Allem in einer Beschränkung der Zahl der Basalglieder ausspricht (Fig. 161).

Ein Mesopterygium legt sich nie mehr an und auch das Propterygium ist mehr oder weniger rudimentär und kann auch ganz fehlen (Chimaeren), so dass das Metapterygium hier so gut wie bei der Vorderextremität die Hauptrolle zu spielen berufen ist und häufig allein noch von allen drei Basalia persistirt. Es stellt ein lang gestrecktes, schlankes Knorpelstück dar, an welchem sich gewöhnlich eine sehr bedeutende Zahl von wenig gegliederten Radien aufreiht (bei Heptanchus z. B. 21).

Mit dem distalen Ende des Metapterygiums, und zwar in dessen Axen-

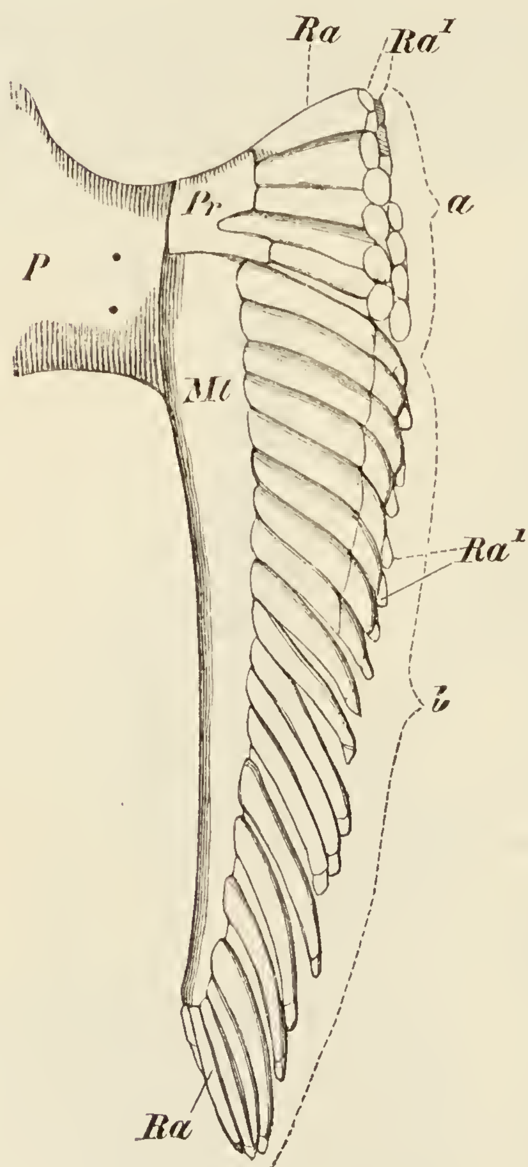


Fig. 161.

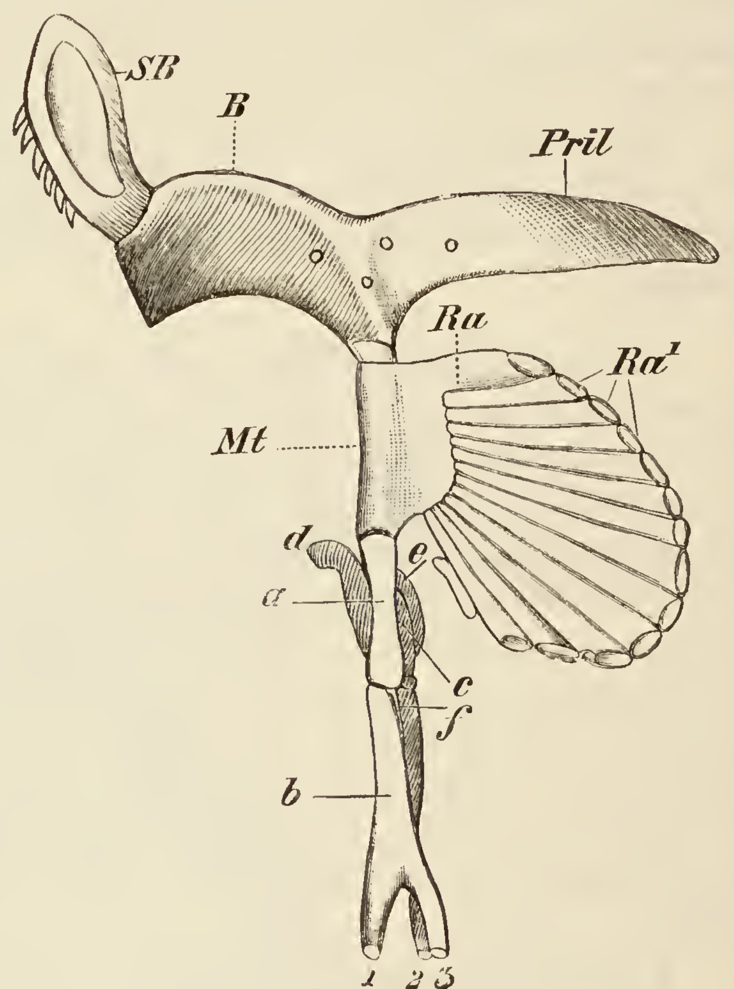


Fig. 162.

Fig. 161. Becken und Bauchflosse von Heptanchus cinereus. Ventrale Ansicht. Nach Davidoff. *P* Pelvis, *Pr* Propterygium, *Mt* Metapterygium, *Ra* Radien erster und *Ra*¹ Radien zweiter Ordnung, *a b* mit dem Pro- und dem Metapterygium verbundener Radienbezirk.

Fig. 162. Beckengürtel und Bauchflosse einer männlichen Chimaera monstrosa. Ventrale Ansicht. Nach Davidoff. *B* ventraler, *Pril* dorsaler Beckentheil (Processus iliacus), *SB* Sägeplatte, *Mt* Metapterygium, *Ra* Randstrahl (Propterygium), *Ra*¹ Radien des Metapterygiums, *a—f* Gliedstücke des Basalanhanges, 1, 2, 3 Endglieder des zweiten Stückes (*b*) vom Basalanhang.

verlängerung liegend, verbindet sich eine Anzahl von Knorpelstücken, sog. Basalanhänge, welche beim Männchen als Begattungsorgane fungiren. Einfacher gebaut, als bei vielen Haien und Rochen, ist der Apparat bei Chimaeren, wo man drei discrete, stabförmige Gebilde unterscheidet, wovon zwei die directe Rückwärtsverlängerung des Basale metapterygii (Fig. 162 *a*, *b*) vorstellen. Auf der medialen Fläche besitzt jedes dieser beiden Stücke eine Rinne, welche von einem dritten, plattenartigen Stück zu einem Kanal abgeschlossen wird. Beim Weibchen findet sich an Stelle dieses complicirten Apparates nur ein am Hinterende des Metapterygiums liegendes, dünnes Knorpelstäbchen.

GANOIDEN.

Wie der Schultergürtel, so unterscheidet sich auch die freie Extremität der Ganoiden in erster Linie dadurch von der der Selachier, dass in derselben neben knorpeligen Partieen auch knöcherne figuriren. Dasselbe gilt auch für die Teleostier und hier wie dort lassen sich die knöchernen Theile in zwei Kategorieen bringen, je nachdem sie knorpelig vorgebildet waren oder nicht. Letztere stellen die vom Integument ausgehenden Flossenstrahlen dar. Somit kann man ein **primäres** und **secundäres Flossenskelet** unterscheiden.

Die drei uns von den Selachiern her bekannten Basalglieder der **Brustflosse** finden sich unter den Ganoiden nur noch bei Polypterus, allein nur zwei, nämlich das Pro- und Metapterygium treten mit dem Schultergürtel in Gelenkverbindung, das dritte Stück, das Mesopterygium, ist davon ausgeschlossen.

Letzteres bildet eine dreieckige, von zahlreichen Nervenlöchern durchbohrte, knorpelige Ausfüllmasse zwischen den beiden andern Basalia. Bei älteren Thieren kommt es in derselben zur Deposition von Kalksalzen und theilweise sogar zu vollständiger Verknöcherung (Fig. 163, *Mt*, *Oss*). Letztere spielt auch im Pro- und Metapterygium eine ausgedehnte Rolle, so dass diese Theile das Aussehen von Röhrenknochen mit oberer und unterer Knorpelapophyse erhalten (Fig. 163, *Pr*, *Ms*). Am medialen Rand schiebt sich die Knorpelmasse des Mesopterygiums vor das distale Ende des Metapterygiums so hinein, dass nur das Pro- und Mesopterygium zu directen Trägern von peripher aufsitzenden, theils knorpeligen, theils knöchernen Radien werden (Fig. 163, *). Ich zähle deren 17, wovon 16 proximalwärts an die genannten Basalia stossen, während einer nur wie eingeschaltet erscheint. An den distalen Enden sind kleine Knorpelkörner

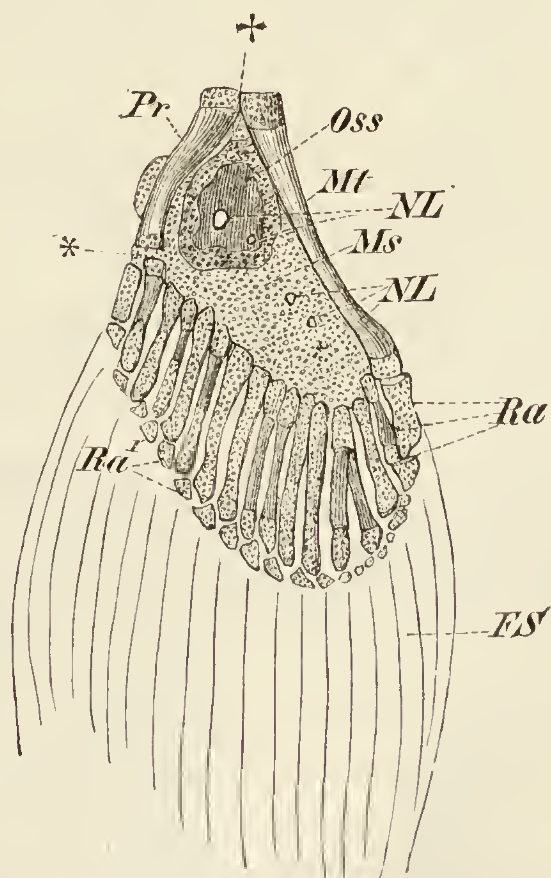


Fig 163. Brustflosse von Polypterus. *Pr*, *Ms*, *Mt* Pro-, Meso- und Metapterygium, wovon das erst- und letztgenannte bei † zusammenstossen und so das Mesopterygium von der Schulterpfanne ausschliessen, *Oss* Ossificationsherd im Mesopterygium, * Theil des knorpeligen Mesopterygiums, welcher sich zwischen das distale Ende des Propterygiums und die erste Radienreihe einschiebt, *Nl*, *Nl* Nervenlöcher im Mesopterygium, *Ra*, *Ra*¹ Radien erster und zweiter Ordnung, *FS* Flossenstrahlen.

befestigt, welche da und dort zwischen jene eine Strecke weit eingeschoben sind und wohl als Andeutungen einer weiteren Strahlenreihe betrachtet werden können.

Fast bei allen übrigen Ganoiden erreicht eine grössere Anzahl von Skeletstücken den Schultergürtel, als wir dies in der Regel bei Selachiern beobachten. So sind es bei Acipenser fünf, bei Spatularia (Fig. 164) vier und hier wie dort sind sie alle rein knorpeliger Natur. Auch in der Fünfzahl vorhanden, aber verknöchert, sind sie bei Lepidosteus. Es lässt sich nachweisen, dass das am Innenrand der Flosse befindliche Stück dem Metapterygium und das am lateralen Rand dem Mesopterygium der Selachier entspricht. Ein Propterygium kommt nicht mehr zur Entwicklung. Jene beiden fungiren als Träger seitlich aufgereihter Radien und das Mesopterygium wird von dem randständigen, grossen Flossenstrahl gewöhnlich wie von einer Knochenschale mehr oder weniger umwachsen, so dass also ein Theil des secundären Flossenskelets, wenn auch nur indirect, in Gelenkverbindung zum Schulterbogen tritt.

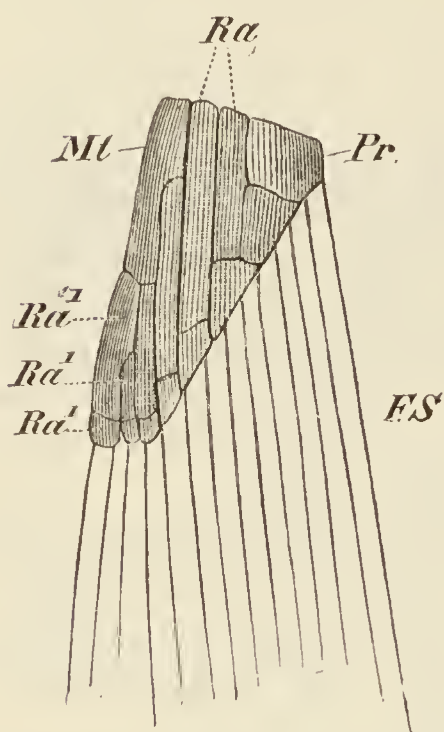


Fig. 164. Brustflosse von Spatularia. *Mt* Metapterygium, *Pr* Mesopterygium, *Ra* proximale an den Schulterbogen anstossende Radien, Ra^1, Ra^1 secundäre Radien, in der Axenverlängerung des Metapterygiums liegend, *FS* Flossenstrahlen.

In distaler Richtung können sich sämmtliche, in die Flosse eingehende Radien ein oder mehrere Male abgliedern oder sich auch dichotomisch theilen, so dass in der Brustflosse von Acipenser ruthenus z. B. 16, in der von Spatularia 15 discrete Knorpelstücke getroffen worden. Das Meso- und Metapterygium zeigt sich im Vergleich mit den homologen Bildungen der Selachier rudimentär und ebenso ist eine bedeutende Reduction in der Zahl, Ausdehnung und Gliederung der Radien eingetreten.

Was die **Bauchflosse** der Ganoiden betrifft, so handelt es sich hier um sehr rückgebildete oder vielleicht um sehr primitive Verhältnisse und zwar bei Knochenganoiden noch viel mehr als bei Knorpelganoiden. Wir haben uns daher zuerst mit den letzteren zu beschäftigen und constatiren bei ihnen vor Allem — und dadurch unterscheiden sie sich sofort von Haien und Chimaeren — den Mangel einer medialen Verbindung beider Hälften. Nur Skaphirhynchus besitzt eine solche, bei allen andern rücken die hintern Extremitäten lateralwärts und entfernen sich dadurch ziemlich weit von der Medianlinie. Alle Knorpelganoiden, ohne Ausnahme, besitzen ein von Nervenlöchern durchsetztes Metapterygium von unregelmässig dreieckiger Form (Fig. 165, *Mt*). Die nach vorne und medianwärts schauende Spitze ist schnabel-

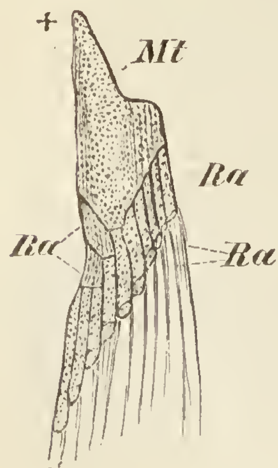


Fig. 165. Linke Hinterextremität (Ventralseite) von Acipenser sturio. *Mt* Metapterygium, † accessorischer Fortsatz desselben, *Ra* Radien.

artig ausgezogen. Am hinteren und äusseren Rand schliessen sich sieben bis acht schlanke Radien an, an deren distalem Abschnitt kleine Endknorpelchen aufsitzen. Während das Metapterygium von Acipenser sturio ein knorpeliges Continuum darstellt, bewahrt es bei allen andern Knorpelganoiden eine mehr oder weniger ausgesprochene Andeutung seiner ursprünglichen Anlage in einzelnen getrennten Stücken. Dies tritt am meisten zu Tage bei Polyodon folium (Fig. 166), wo wir an Stelle des Metapterygiums zuweilen dreizehn und mehr Einzelgliedern begegnen. Das vorderste Stück ist stets das grösste und trägt vier bis fünf Radien, während alle übrigen sich gewöhnlich nur mit ein bis zwei Radien verbinden. Dass es aber auch Individuen giebt, bei denen die einzelnen Stücke proximalwärts zu einer einheitlichen Platte verschmelzen, beweist die Figur 166, bei *M*.

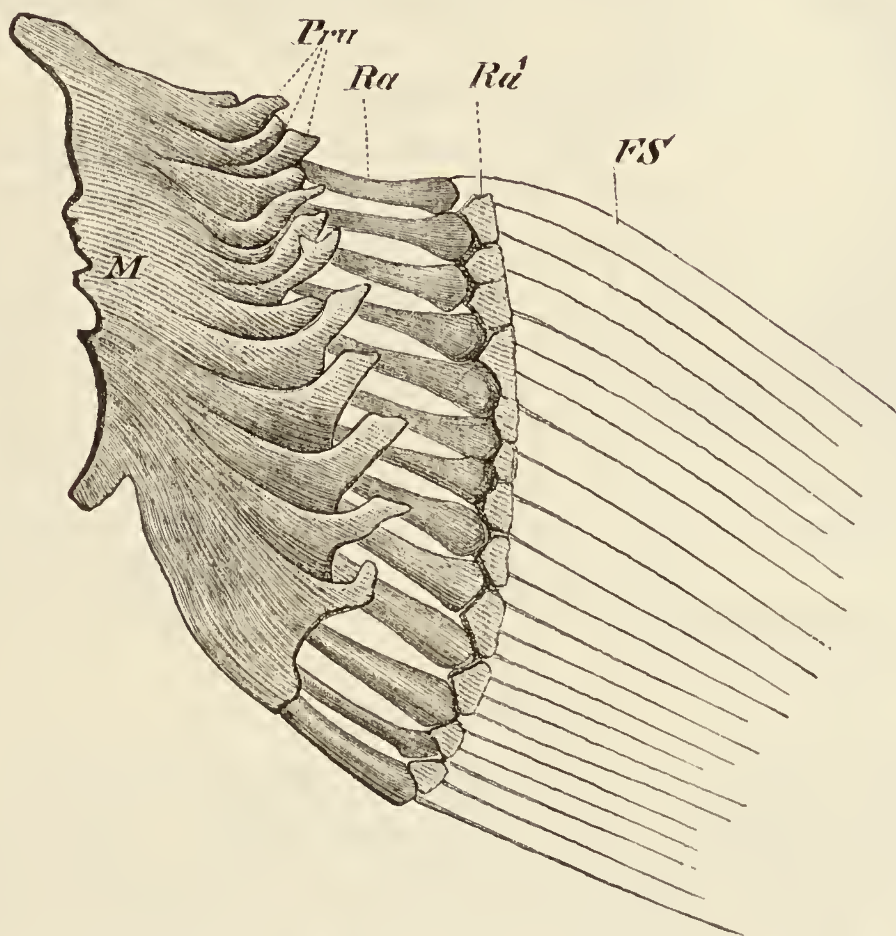


Fig. 166. Rechte Hinterextremität von Polyodon folium (Dorsalseite, junges Exemplar). *M* Metapterygium, *Pru* Processus uncinati (Processus iliaci, Thacher, Mivart, Davidoff). *Ra*, *Ra*¹ Radien erster und zweiter Ordnung, *FS* Flossenstrahlen.

Die von der Dorsalfläche des Metapterygiums sich erhebenden, hackenartigen Fortsätze sind, falls man in dem Metapterygium zugleich ein nicht differenzirtes, noch nicht abgespaltenes Becken erblicken will, als Processus iliaci zu betrachten und damit wären wir wieder an der Thacher-Mivart-Dohrn'schen Auffassung der Entwicklung der Gliedmaassen angelangt. Danach wäre das Metapterygium nicht als solches, sondern als ein, ab origine in metamerem Sinn gegliedertes Becken aufzufassen.

Schwache Spuren jener Processus iliaci treffen wir auch bei andern Ganoiden, so z. B. bei Acipenser sturio (Fig. 165, †) am vorderen Rand des Metapterygiums.

Bei Knochenganoiden, unter denen wir allein bei Polypterus eine schwache Spur eines Beckens getroffen haben, wird das Metapterygium stets durch einen starken, an beiden Enden verbreiterten und mit Knorpelapophysen versehenen Knochen (Fig. 167, *Mt*) vor-

gestellt. Während sich seine proximalen Enden bei Polypterus in der ventralen Mittellinie begegnen (Fig. 138, *Mt*) und weiter nach vorne an die Beckenrudimente (*P*) stossen, schieben sie sich bei Amia und Lepidosteus über einander und werden so durch Bindegewebe fixirt. Zwischen ihnen spannt sich bei Polypterus eine fibröse Membran aus, ihre distalen Enden (Fig. 138, *Mt*) stossen dagegen direct zusammen und sind durch Bindegewebe fest verbunden. Mit dem distalen Ende des Metapterygiums von Polypterus sind vier gut entwickelte, knöcherne Radien (Fig. 138, *Ra*) gelenkig verbunden. Sie tragen oben und unten Knorpelapophysen und nehmen von innen nach aussen successive an Grösse ab. Zwischen ihre distalen Enden sind drei kleine, dreieckige Knorpelchen (secundäre Radien) eingeschoben (*Ra*[1]), ganz so wie wir sie auch beim Löffelstör beobachtet haben.

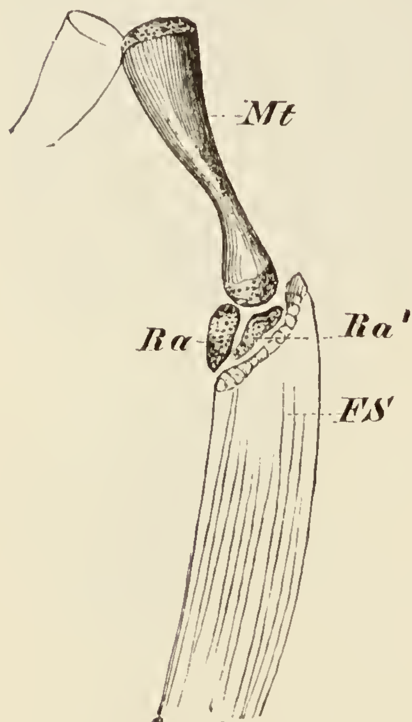


Fig. 167. Rechte Hinterextremität von Amia calva. Dorsalseite. *Mt* Metapterygium. *Ra* Radien, *FS* Flossenstrahlen.

Bei Amia und Lepidosteus ist sowohl in der Zahl als Form der Radien eine ausserordentliche Reduction eingetreten. So finden sich bei Amia in maximo nur noch vier, während sie bei alten Exemplaren von Lepidosteus ganz geschwunden sein können. Es scheint dies individuell sehr zu schwanken; am häufigsten findet man drei kleine, rundliche oder auch mehr zapfenartige Gebilde, wovon das medianwärts liegende, dem Hauptstrahl von Polypterus entsprechende, verknöchern kann [1]).

TELEOSTIER.

Hier erreicht der in der **Brustflosse** der Ganoiden schon angebahnte Reductionsprocess seinen höchsten Grad. Es legen sich zwar beim Embryo mancher Teleostier (Salmoniden) in maximo noch fünf Basalstücke an, das fünfte aber wird, wie wir dies auch bei Ganoiden schon angedeutet sehen, in dem oft excessiv entwickelten und oft auch bezahnten Randstrahl aufgenommen (Siluroiden) und dieser dadurch direct mit dem Schultergürtel gelenkig verbunden (Sperrgelenk). Somit bestehen bei Salmoniden noch vier Basalia, die von innen nach aussen an Grösse bedeutend abnehmen. Die drei ersten (Fig. 168, *M*[1], *Ra*, *Ra*) sind cylindrisch oder sanduhrförmig und gut ossificirt, das vierte dagegen (4) stellt hie uud da, z. B. bei der Bachforelle, nur eine hyaline Knorpelscheide dar, mit welcher sich das proximale Ende des randständigen Flossenstrahles (*HS*) verbindet.

1) Nach E. v. Rautenfeld geben isolirt angelegte, im Lauf der individuellen Entwicklung partiell mit einander verschmelzende Knorpelstäbe das Material zur Bildung der hinteren Extremität ab (vergl. Dohrn über die Selachier). Das gilt für Acipenser ruthenus. Dieses Gliedmaassenskelet entspricht dem Propterygium der Selachier, welchem in distaler Richtung mehr oder weniger veränderte Radien angeschlossen sind. Diese sowie ersteres sind auf laterale Radien des biserialen Archipterygium zurückzubeziehen. Eine Stammreihe, mediale Radien und ein Beckengürtel fehlen den Knorpelganoiden. An diese reducirte Form der Bauchflosse lässt sich diejenige der Knochenganoiden leicht anschliessen. Hier finden sich nur noch bei Polypterus am distalen Ende des Propterygiums deutliche Radien, während bei den übrigen die Reduction sehr viel weiter fortgeschritten ist.

Bei andern Fischfamilien kann die Zahl auf drei und zwei, meist gut verknöcherte Basalia herabsinken und wieder bei anderen (Cataphracten) können sie in den Schultergürtel einbezogen werden (Gegenbaur).

An die Basalstücke schliesst sich, ähnlich wie bei Ganoiden, eine einfache oder doppelte Reihe von kleinen Knorpelchen, die erst

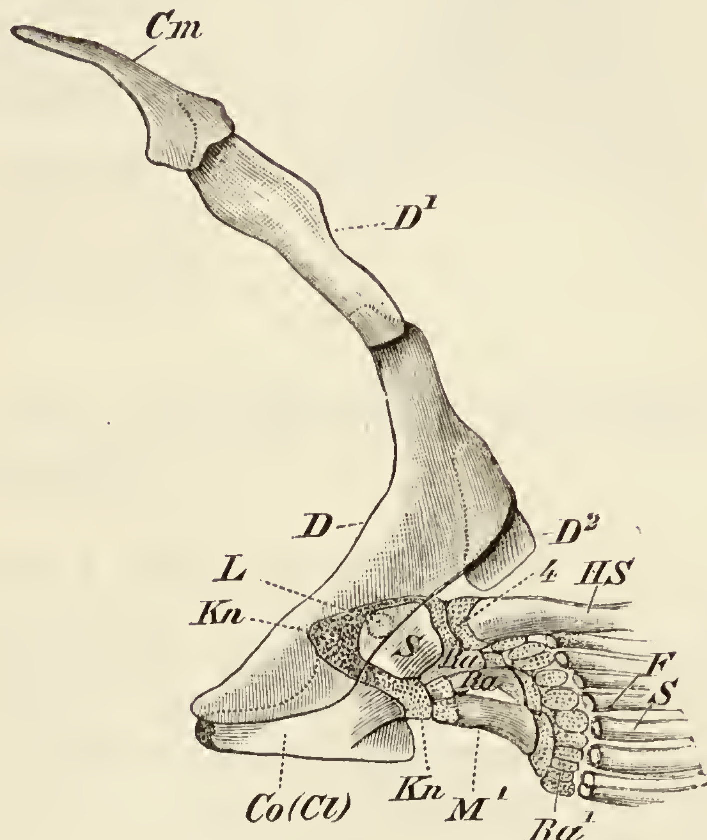


Fig. 168. Schultergürtel und Brustflosse der Bachforelle (Linke Seite von aussen). *D*, D^1, D^2 Knochenkette des secundären Schultergürtels, mit dem Schädel durch das Stück *Cm* verbunden, *S*, *Co* (*Cl*) knöchernes Scapulare und Coracoid, welche sich in dem Knorpel (*Kn*) entwickelt haben, *L* Loch im Scapulare, M^1 Metapterygoid, *Ra*, *Ra* das zweite und dritte, 4 das vierte Basalstück der Brustflosse, Ra^1 die zweite, knorpelige Radienreihe, *HS* knöcherner Randstrahl, welcher mit dem Basale 4 in Verbindung tritt, *FS* knöcherne Flossenstrahlen, deren proximale Enden zurückgeschnitten sind.

sichtbar werden, wenn man die sie überlagernden, knöchernen Flossenstrahlen (Fig. 168, *FS*) zurückschneidet. Sie sind im Sinn von rudimentären Radien zu deuten und schwanken in der Zahl sehr bedeutend; die Forelle besitzt 12, andere Fische nur 4, wieder andere 19 u. s. w.

Zwischen diesen knorpeligen Stückchen und dem distalen Ende der Basalia findet die Gelenkbewegung der Flosse statt.

Aus dem Mitgetheilten geht hervor, dass sich die Brustflosse der Teleostier (am deutlichsten erhellt dies aus dem Flossenkelet der Siluroiden, Gymnotiden und Cyprinoiden) aus derjenigen der Ganoiden und in erster Linie der Knochenganoiden direct ableiten lässt, und es ist nur noch hinzuzufügen, dass das erste, medianwärts liegende Basale dem Metapterygium, das vierte oder fünfte dem Mesopterygium der Selachier entspricht (Gegenbaur). Die dazwischen liegenden Stücke repräsentiren freie Radien.

Somit existiren zwischen sämmtlichen grossen Fischgruppen bezüglich des Aufbaus der Brustflosse nicht zu verkennende Anknüpfungspunkte und es wird sich später die Frage erheben, ob und in wie weit auch die vordere Extremität der Amphibien daran angeschlossen werden kann.

Auch bezüglich der **Bauchflosse** handelt es sich um directe Anschlüsse an die Knochenganoiden und zwar theils an Polypterus, theils an Lepidosteus. Stets sind die oft mit starken Muskelleisten (Fig. 169) versehenen Metapterygia ihrer grössten Ausdehnung nach knöchern. In der Mittellinie bleiben sie entweder getrennt oder vereinigen sie sich in sehr verschiedenem Grade. Ihr hinteres Ende ist hie und da, wie z. B. bei Perca Schrätser wulstig ausgedehnt

(Fig. 169, *B*) und schliesst sich symphysenartig mit dem der andern Seite fast untrennbar zusammen. Es ist dies als weitere Fortbildung des schon bei Polypterus am distalen Metapterygiumende beobachteten Verhaltens aufzufassen (Fig. 138). Die Radien sind entweder noch durch eine Reihe minimaler, knorpeliger oder knöcherner Partikelchen vertreten oder sind sie, wie wir dies als Ausnahmsfall schon von Lepidosteus notiren konnten, ganz geschwunden [1]).

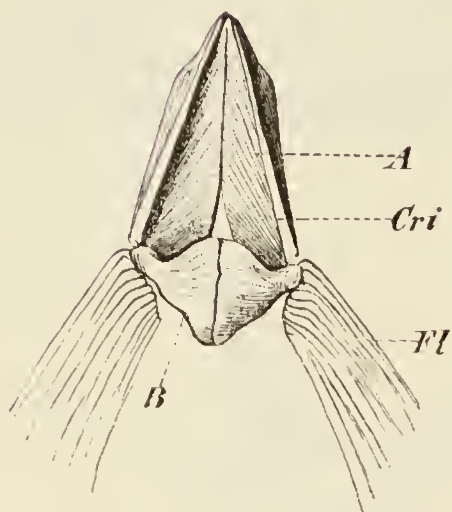


Fig. 169. Die Hinterextremitäten von Perca Schrätser, ventrale Ansicht. *A*, *B* vorderer und hinterer Abschnitt der Metapterygia, *Cri* Muskelleiste auf denselben, *Fl* freie Flosse.

Allgemeine Betrachtungen über die Gliedmaassen der höheren Wirbelthiere.

So leicht sich auch das Flossenskelet sämmtlicher Hauptgruppen der Fische auf einen Grundtypus zurückführen lässt, so schwierig erscheint von hier aus die Anknüpfung an die Extremitäten der Amphibien. Zwischen beiden scheint eine tiefe, auf die verschiedenen Lebensbedingungen zurückzuführende Kluft zu existiren und es wird sich um die Beantwortung der Frage handeln: wie ist aus der nur für das Wasser eingerichteten Flosse die Gliedmaasse eines luftathmenden, für die Bewegung auf dem Lande berechneten Wirbelthieres entstanden?

Zur Beantwortung dieser Frage existiren gar keine paläontologischen Anhaltspunkte, d. h. keine Zwischenglieder, und wir müssen uns deshalb nach anderen Erklärungen umsehen und den Weg der Hypothese betreten. Zunächst haben wir davon auszugehen, dass sich aus dem einarmigen Hebel, wie er in der Flosse vorliegt und wie er für die Fortbewegung des Körpers in einem flüssigen Medium vollkommen ausreicht, ganz allmälig ein mehrarmiges Hebelsystem herausbilden musste, als das betreffende Ur-Amphibium anfing, ein terrestrisches Leben zu führen.

Mit andern Worten: als es sich nicht mehr darum handelte, den Körper nur einfach vorwärts zu schieben, sondern ihn zugleich von seiner Unterlage zu erheben, müssen sich die in der Flosse noch starr mit einander verbundenen Skelettheile allmälig von einander gelöst, winklig zu einander (Knie, Ellbogen) gestellt haben und in proximo-distaler Richtung in gegenseitige Gelenkverbindung getreten sein. Zugleich musste die Extremität aus einer horizontal abstehenden Lage allmälig in eine solche übergehen, dass der Winkel, welchen sie mit der Medianebene des Rumpfes erzeugte, ein immer kleinerer wurde, bis schliesslich beim Säugethier die Längsaxe der in Ruhestellung befindlichen Extremitäten parallel ging mit der Medianebene des Körpers. Bei höheren Typen übernimmt dieses Geschäft vornehmlich die hintere,

1) Nach E. v. Rautenfeld hat sich bei Teleostiern allgemein das Basale propterygii erhalten, welches beim Hecht ab origine einen einheitlichen Skelettheil darstellt. An dieses Stück schliesst sich eine wechselnde Zahl von Radienrudimenten, eventuell auch neuentstehende Skelettheile.

oder, wie man beim Menschen sagen kann, die untere Extremität, während die vordere den mannigfaltigsten Anpassungen und Modificationen unterliegt; sie wird zu einem Tast-, Greif-, Flieg- oder, wie bei wasserlebenden Säugern, wohl auch wieder zu einem Ruderorgan.

So lässt sich, wie dies für die Fische möglich war, auch für alle über ihnen stehende Vertebraten ein einheitlicher Grundtypus des Gliedmaassenskeletes nachweisen, ja noch mehr: der oben geschilderte, in einem Haupt- und in Nebenstrahlen sich aussprechende Bauplan der Ceratodus- und Selachierflosse ist auch bei Amphibien und Amnioten nachweisbar. Ein Blick auf die Figuren 170 und 171 bestätigt dies. Wir sehen dort eine von *H* ausgehende, dicke

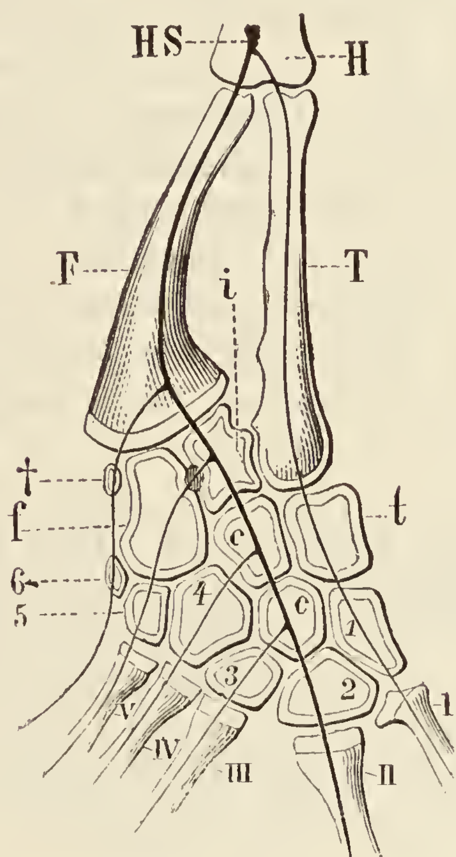


Fig. 170.

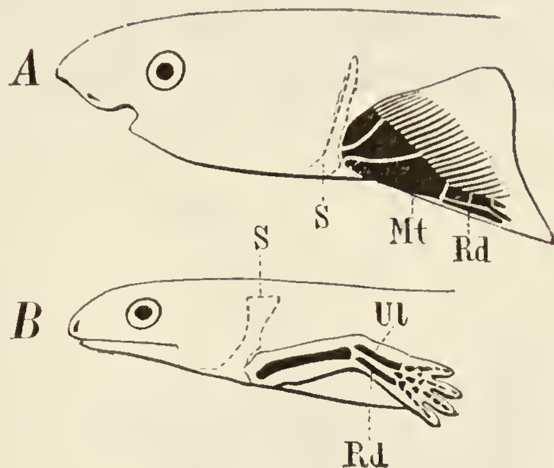


Fig. 171.

Fig. 170. Hintere Extremität von Ranodon sibiricus. *H* Humerus, *HS* Hauptstrahl, *F* Fibula, *T* Tibia, *i* Intermedium, *t* Tibiale, *f* Fibulare, *c c* die zwei Centralia, 1—6 Tarsalia im engeren Sinne, † Spur eines sechsten Strahles innerhalb der proximalen Fusswurzelreihe, *I*—*V* die fünf Metatarsen.

Fig. 171. Schematische Darstellung der Lagebeziehungen der freien Extremität zum Rumpf bei Fischen (*A*) und den höheren Wirbelthieren (*B*). *S* Schultergürtel, *Mt* Metapterygium, welches dem ulnaren Hauptstrahl (*Ul*) entspricht, *Rd* radialer Nebenstrahl.

Linie *HS* durch *F* und weiter durch *i, c, c,* 2 nach *II* ziehen. Dies ist der Hauptstrahl, von welchem sich hoch oben schon (bei *H*) ein Nebenstrahl abgliedert, welcher sich durch *T, t,* 1 nach I wendet. Eine zweite Serie von Nebenstrahlen geht von der andern Seite des Hauptstrahles ab [1]). So hätten wir also auch hier wieder das biseriale

1) G. Baur, der die von Gegenbaur geäusserte, später aber von diesem selbst aufgegebene Ansicht wieder aufnimmt, legt die Achse des Hauptstrahles durch Humerus, Radius, radiale, carpale I und den ersten Finger, resp. durch die homologen Knochen an der hinteren Extremität. Nach dieser Auffassung wären also die Extremitäten der ersten luftlebenden Vertebraten durch Reduction der dorsalen und Erhaltung der ventralen Strahlen der Flosse entstanden. Rudimente jener dorsalen Theile finden sich bei den Enaliosauriern und bei höheren Vertebraten unter der Form des „Pisi-

System mit starkem Ueberwiegen der einen Radienreihe. Gleichwohl muss man wohl im Auge behalten, dass die radiäre Anordnung zu einer Stammreihe, d. h. zu einem Hauptstrahl, in früheren Embryonalstadien weniger deutlich hervortritt, als in späteren, und so kann man eher von ähnlichen, als von streng homologen Verhältnissen reden. Dies erheischt in der Beurtheilung dieselbe Vorsicht, wie sie der Ceratodusflosse gegenüber geboten scheint. Erst die Kenntniss der Genese der letzteren wird die Frage, ob der **biseriale** oder der **uniseriale** Typus der Extremität als der **ursprüngliche** zu betrachten sei, zur Entscheidung bringen können.

Was nun die Form und Lage der einzelnen Stücke anbelangt, so haben wir an den vorderen wie an den hinteren Extremitäten ganz homologe Verhältnisse. Stets handelt es sich um eine Gliederung in vier Hauptabschnitte, die man einerseits als **Oberarm** (Brachium resp. Humerus), **Vorderarm** (Antibrachium), **Handwurzel** (Carpus) und **Hand** (Manus), andrerseits als **Oberschenkel** (Femur), **Unterschenkel** (Crus), **Fusswurzel** (Tarsus) und **Fuss** (Pes) bezeichnet. Während der dem Metapterygium entsprechende Oberarm oder Oberschenkelknochen stets unpaar ist, treten im Vorderarm wie im Unterschenkel zwei Knochen auf. Die ersteren heissen **Radius** und **Ulna**, die letzteren **Tibia** und **Fibula.** Auch die Hand und der Fuss zerfallen in zwei Abschnitte, in die **Mittelhand** und den **Mittelfuss** (Metacarpus, Metatarsus), sowie in die aus den sogen. **Phalangen** bestehenden **Finger** und **Zehen** (Digiti).

Die beiden oberen (proximalen), sowie der unterste (distale) Abschnitt bestehen aus mehr oder weniger langen, cylindrischen Knochen, die wegen ihres durch die ganze Reihe hindurch principiell gleichartigen Verhaltens weniger Interesse bieten, als das stark variirende Hand- und Fusswurzelskelet. Gleichwohl ist auch für letzteres ein Grundtypus festzustellen und zwar folgender. Es handelt sich stets um einen, aus kleinen Stückchen bestehenden Knorpel- oder Knochencomplex. Um ein **Os**

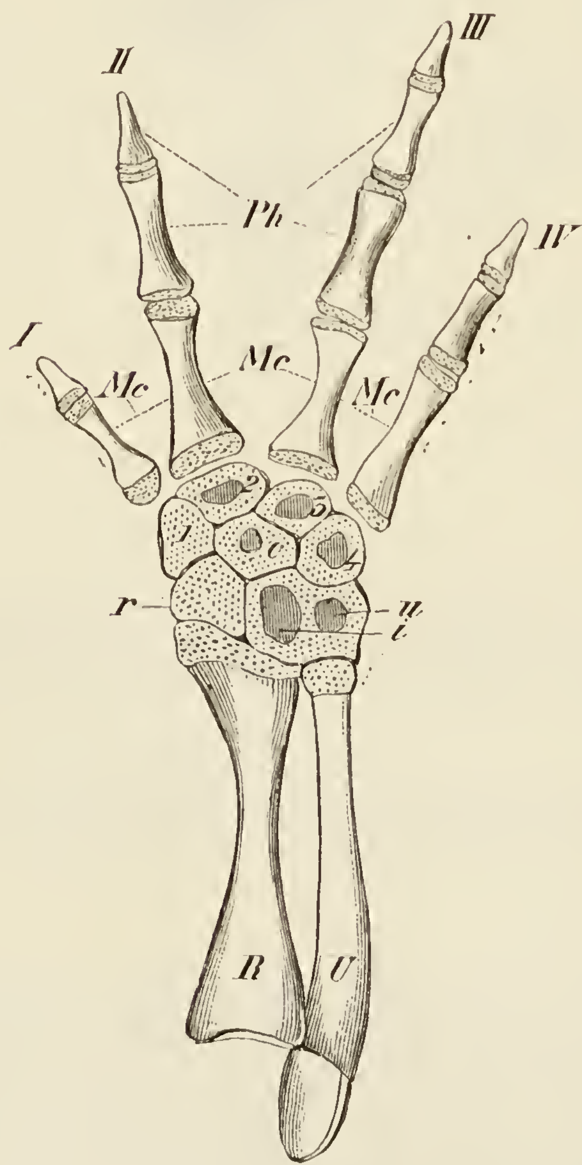


Fig. 172. Vorderarm, Carpus und Hand von Salamandra mac. Rechte Seite von oben gesehen. *R* Radius, *U* Ulna, *r* Radiale, *ui* Intermedio-ulnare, *c* Centrale, 1—4 erstes bis viertes Carpale, *Mc Mc* Metacarpus, *Ph* Phalangen, *I—IV* erster bis vierter Finger.

forme". Eine Reduction auf der radialen Seite ist stets als ein secundärer Vorgang und erst nach Anpassung der Extremität an die terrestrische Lebensweise entstanden aufzufassen.

Wo die richtige Auffassung liegt, müssen künftige Untersuchungen darthun.

centrale, das auch doppelt vorhanden sein kann, liegt ein Kranz von weiteren Stücken, unter welchen man drei proximale und eine wechselnde Anzahl distale unterscheiden kann. Erstere werden wegen ihrer Lagebeziehungen zu den Knochen des Vorderarmes resp. Unterschenkels als **Radiale (Tibiale)**, **Ulnare (Fibulare)** und als **Intermedium**, letztere als **Carpalia** resp. **Tarsalia** *I — VI* (sensu strictiori) unterschieden. Dabei wird von der radialen, beziehungsweise von der tibialen Seite aus gezählt (Fig. 170 und 172).

Was die Entwicklung des Extremitätenskeletes der terrestrischen Thiere betrifft, so handelt es sich um eine continuirliche prochondrale Anlage, in welcher dann die einzelnen Abschnitte beim eigentlichen Verknorpelungsprocess getrennt entstehen. Es handelt sich also nicht etwa um einen auswachsenden Knorpelbaum. Zuerst entsteht der Humerus, beziehungsweise Femur. Die Anlage der übrigen Abschnitte steht zeitlich oft nicht einmal in Parallele mit ihrer proximo-distalen Lagerung, sondern es bilden sich z. B. bei Urodelen die Phalangen vor den Carpal- und Tarsalelementen, auch entwickelt sich der Knorpel im distalen Theil des Carpus früher als im proximalen. Alle Einzelstücke des Carpus und Tarsus entstehen aus einer einheitlichen prochondralen Gewebsmasse und eine Sonderung ihres radialen resp. tibialen Abschnittes in zwei Längssäulen ist etwas Secundäres (Strasser).

URODELEN.

Da wir bei den allgemeinen Betrachtungen die Extremitäten der Molche zum Ausgangspunkte gewählt und in ihrem wesentlichen Aufbau schon besprochen haben, ist nur noch weniges nachzutragen. Der Humerus und die Vorderarmknochen sind kurze, meist mit starken Knorpelapophysen versehene, cylindrische Knochen. Die Carpalstücke bleiben bei vielen Urodelen ganz (Ichthyoden, Derotremen, Spelerpes u. a.) oder theilweise knorpelig, und wenn sie verknöchern, so schreitet der Process stets von der ulnaren (fibularen) zur radialen (tibialen) Seite fort. Unter den einzelnen Carpalia finden sehr häufig Verwachsungen statt, wie z. B. zwischen dem Intermedium und Ulnare zu einem Intermedio-ulnare (vergl. Fig. 175 *u, i*).

Das Centrale scheint bei den Stammformen der Urodelen im Carpus und Tarsus stets doppelt vorhanden gewesen zu sein, doch wird es nur noch bei wenigen, aber gerade bei sehr niedrig stehenden Gruppen in dieser Form getroffen, nämlich bei Ranodon, Salamandrella (Wiedersheim) und auch beim Axolotl; bei letzterem jedoch nur inconstant; auch kann es hier zu einem theilweisen Zusammenfluss beider Stücke oder andrerseits zum Auftreten eines dritten kommen (Wiedersheim).

Letzterer Umstand, sowie auch die Thatsache, dass die Häufigkeit eines doppelten Centrale mit dem Alter des Thieres immer zunimmt, während wir demselben bei jungen Exemplaren des Axolotls nur ausnahmsweise begegnen — alles dieses kann die oben als typisch hingestellte, ursprüngliche Doppelnatur dieses Stückes zweifelhaft und eine erst secundäre Abspaltung in mehrere Stücke vielleicht plausibler erscheinen lassen (Wiedersheim). Damit stimmt

auch die ausserordentlich schwankende Lage der beiden Centralia, insofern dieselben bald rein transversell, bald mehr schief oder endlich gar, wie bei Ranodon und Salamandrella, in proximo-distaler Richtung in den Carpus eingesprengt liegen. Letzteres Verhalten betrachte ich aus den früher entwickelten Gründen als das ursprünglichere und fasse die transverselle Umlagerung als secundär erworben auf. Man wird mir einwerfen, dass das Verhalten der Centralia in der Flosse der Enaliosaurier das Gegentheil beweise, worauf ich aber erwidere, dass es mir noch keineswegs als ausgemacht gilt, dass ausser dem Humerus irgend ein andrer Theil des Flossenskelets jener alten Thierformen mit den Carpal- und Tarsalstücken der heutigen Urodelen sicher parallelisirbar ist. Dazu steht ihre Extremität noch auf einem viel zu indifferenten Standpunkte oder ist sie gar, was nicht unwahrscheinlich ist, nach Art der Cetaceenflosse bereits stark modificirt.

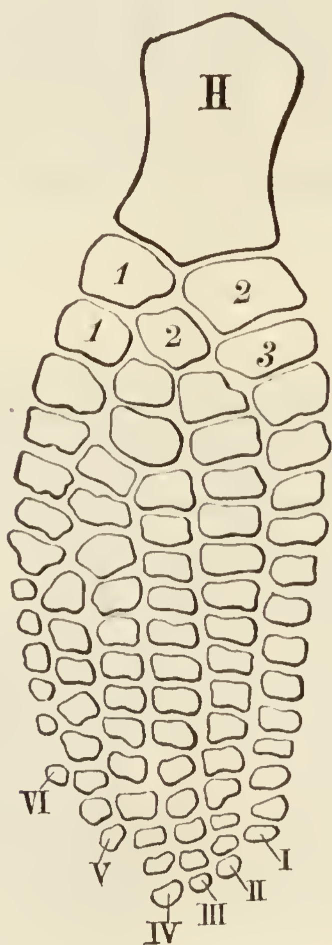


Fig. 173.

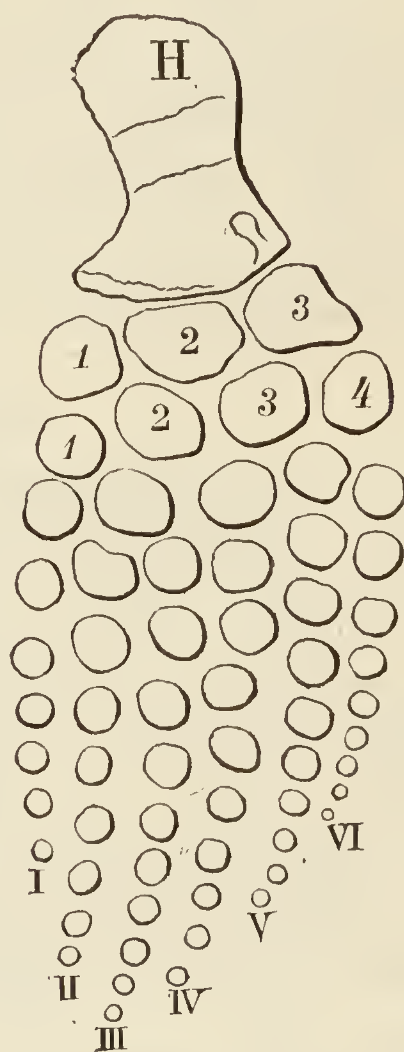


Fig. 174.

Fig. 173. Vorderextremität von Ichthyosaurus. *H* Humerus mit einer distal sich daranschliessenden ersten, gewöhnlich als Radius und Ulna aufgefassten Knochenreihe (1, 2) 1, 2, 3 die zweite Reihe, als Radiale, Intermedium und Ulnare gedeutet, *I—VI* Fingerstrahlen.

Fig. 174. Hintere Extremität von Sauranodon natans (Marsh). 1—3 Knochenstücke der ersten Reihe. 1—4 Knochenstücke der zweiten Reihe. *I—VI* die sechs Fingerstrahlen.

Wie vorsichtig man in Beurtheilung der hier vorliegenden Verhältnisse sein muss, zeigt der aus den oberen Schichten des Jura stammende, mit Ichthyosaurus verwandte Sauranodon Nordamerikas (Marsh). Hier stossen drei Knochen an den Humerus, wodurch der ganze Grundplan total verschoben erscheint. Für's Erste muss man daher die Gruppe der Enaliosaurier in ihrer isolirten Stellung belassen, bis weitere Funde die Sache spruchreif gemacht haben werden.

Bei weitaus der grössten Mehrzahl der Urodelen, wie z. B. bei allen Tritonen, Salamandra, Salamandrina, Spelerpes etc., ist das Os centrale einfach und besitzt eine seinem Namen entsprechende Lage im Carpus (Fig. 175 *c*). In der Regel sind vier Carpalia vorhanden und so baut sich der Carpus des erwachsenen Molches, wenn man das Radiale und Intermedio-ulnare noch dazurechnet, gewöhnlich aus sieben getrennten Stücken auf.

An die vier Carpalia reiht sich ein vierstrahliger Metacarpus mit einer entsprechenden Zahl von Fingern, welch' letztere aus einer sehr wechselnden Zahl von Phalangen bestehen. Dass jene Zahl als Ausdruck einer regressiven Metamorphose aufzufassen ist, dass also die Hand aller Urodelen ursprünglich aus fünf Fingern componirt gewesen sein muss, beweist das hie und da auftretende fünfte Carpale beim Axolotl und ebenso lässt sich das erschliessen aus einer Vergleichung des Tarsus von gewissen Salamandern (Salam. Keyserlingii). Hier finden sich zwar auch nur vier Metatarsen und vier Finger, aber ein fünftes Tarsale ist noch vorhanden, so dass wir uns den Reductionsprocess von der Peripherie in proximaler Richtung fortgeschritten und bei der Hand noch weiter gediehen vorstellen müssen (Wiedersheim).

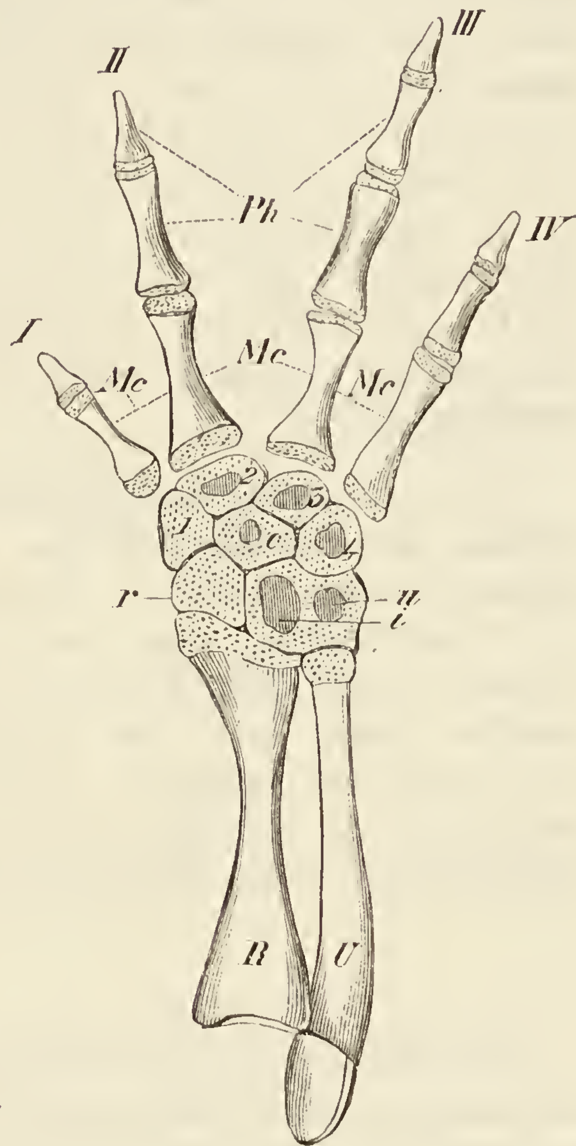


Fig. 175. Vorderarm, Carpus und Hand von Salamandra mac. Rechte Seite von oben gesehen. *R* Radius, *U* Ulna, *r* Radiale, *u i* Intermedio-ulnare, *c* Centrale, 1—4 erstes bis viertes Carpale, *Mc Mc* Metacarpus, *Ph* Phalangen, *I—IV* erster bis vierter Finger.

Am zahlreichsten sind die Phalangen stets am dritten, am spärlichsten am ersten Finger entwickelt. Eine bis auf drei reducirte Fingerzahl findet sich bei Amphiuma und Proteus, ja die Zehenzahl sinkt bei letzterem bis auf zwei herab. Hand in Hand damit geht eine bedeutende Beschränkung der Zahl der Carpalia resp. Tarsalia. Wir sehen durch dieses Verhalten von Proteus und Amphiuma, wo die vorderen und hinteren Extremitäten zu minimalen, stummelartigen Anhängen des Körpers herabgesunken sind und ihre Funktion als Locomotionsorgane gänzlich verloren haben, den allmäligen, vollständigen Schwund derselben eingeleitet, wie er uns an den hinteren Extremitäten von Siren lacertina factisch entgegentritt. Denken wir uns auch die vorderen noch geschwunden, so haben wir die Verhältnisse, wie sie uns bei den Schleichenlurchen, den Gymnophionen, entgegentreten. Hier erinnern zuweilen nur noch minimale, in der Brustgegend vorhandene Knorpelspuren an den früheren Besitz von Extremitäten (A. Schneider), oder sind auch jene geschwunden, so dass wir nur noch durch eine gewisse Anordnung der Nerven und

Muskeln an die frühere Organisation dieses alten Thiergeschlechtes erinnert werden (Wiedersheim).

Was die **hintere Extremität** der Urodelen betrifft, so ist bezüglich des Tarsus hervorzuheben, dass sich in der Regel fünf Tarsalia im engeren Sinn, sowie fünf Zehen anlegen. Ausnahmsweise, wie z. B. bei Salamandrina perspicillata, Menobranchus, Salamandrella Keyserlingii und Batrachoseps attenuatus kommen Reductionen vor, doch kann, wenn auch die fünfte Zehe nicht mehr zur Entwickelung kommt, das fünfte Tarsale noch entwickelt sein (Wiedersheim). Dass sich bei manchen Urodelen auf der ulnaren Seite auch noch ein sechstes Tarsale, als Spur einer früher vorhandenen sechsten Zehe vorfindet, habe ich früher schon erwähnt. Bei Menopoma findet sich nicht nur constant dieses sechste, sondern auch noch ein siebentes Tarsalstück, welches aber nicht wie jenes am ulnaren, sondern am radialen Rand, auswärts von Tarsale I gelegen ist. Ein doppeltes Centrale kann vorkommen bei Cryptobranchus, Menopoma, Siredon pisciformis, Ranodon sibiricus, Salamandrella Keyserlingii und Wosnessenskyi und endlich bei Salamandra nebulosa (Wiedersheim).

Wie der Carpus, so kann auch der Tarsus entweder knorpelig bleiben, oder theilweise oder auch ganz verknöchern. Zwischen den einzelnen Tarsalia kommen die mannigfachsten Verwachsungen vor, so fliesst z. B. bei Triton helveticus Tarsale III, IV und V und dann wieder Tarsale I und das Tibiale zu einem Stück zusammen. Auch das Intermedium kann mit dem Centrale verwachsen. Bei Labyrinthodon Rütimeyeri waren nur zwei Tarsusstücke vorhanden. Derartige Reductionen, die übrigens bedeutenden, individuellen Schwankungen unterworfen sind, leiten hinüber zu dem Verhalten der **Anuren.**

ANUREN.

Das Skelet ihrer Vorderextremität unterscheidet sich durch Verschmelzung des Radius und der Ulna zu einem Stück sofort scharf von dem der Urodelen und in jener Verwachsung liegt vielleicht der Grund des Ausfalls des Intermediums, falls letzteres nicht, wie bei gewissen Urodelen, im Ulnare enthalten ist. Die Entwicklungsgeschichte liefert weder für diese, noch für jene Auffassung eine Stütze, so dass wir die Frage nach seinem Verbleiben vorderhand als eine offene betrachten und uns mit der Thatsache abfinden müssen, dass bei den Anuren nur zwei Stücke der ersten Carpalreihe, nämlich das Radiale und Ulnare vorhanden sind. Pelobates, Discoglossus und Bombinator stehen in ihrem Carpusbau den Urodelen näher als die übrigen Anurenfamilien, wie z. B. Rana, Hyla u. a. In der zweiten Carpalreihe liegen gewöhnlich fünf Stücke, also eines mehr, als bei den Urodelen; sie tragen fünf Metacarpalia, an die sich eine wechselnde Zahl von Fingerphalangen anreiht. Der Daumen besitzt keine

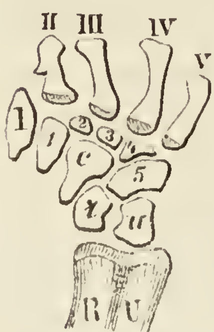


Fig. 176. Carpus von Discoglossus pictus, rechte Seite von oben. *R*, *U* Radius und Ulna mit einander verschmolzen, *r* Radiale, *u* Ulnare, *c* Centrale, 1—5 die fünf Carpalia der zweiten Reihe, *I*—*V* die fünf Metacarpalia.

Phalangen, sondern ist nur durch einen, oft sehr sonderbar gestalteten, Metacarpus repräsentirt, so z. B. bei Discoglossus.

Das Centrale ist gut entwickelt, hat aber seine typische Stellung im Centrum des Carpus aufgegeben und erscheint an den radialen Rand der Handwurzel gerückt. Entweder stösst es — und dies ist das häufigere Verhalten — an das Radiale, oder direct an den Radius (Bufo), wodurch dann die erste Carpalreihe aus drei Stücken besteht, indem das Radiale die sonst dem Intermedium zukommende Lage einnimmt.

Da und dort kommt es zum Zusammenfluss des 3., 4. und 5. Carpale zu einem Stück, wobei aber die frühere Trennung spurweise erhalten bleiben kann, wie z. B. bei Bufo viridis (Fig. 177). Der Verknöcherungs- beziehungsweise der Verkalkungsprocess im Carpus der Anuren ist allgemeiner verbreitet als bei den Urodelen.

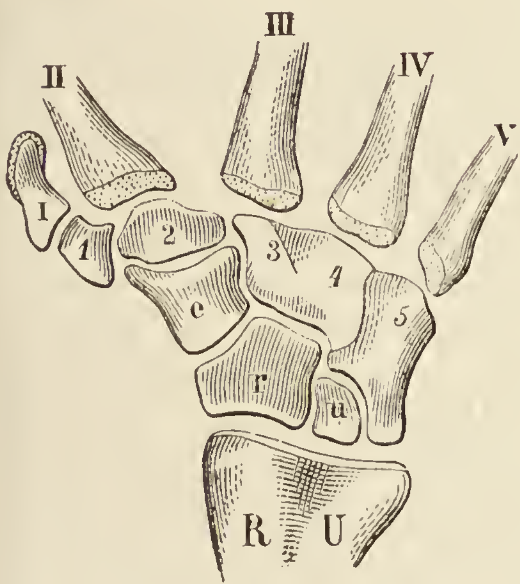


Fig. 177.

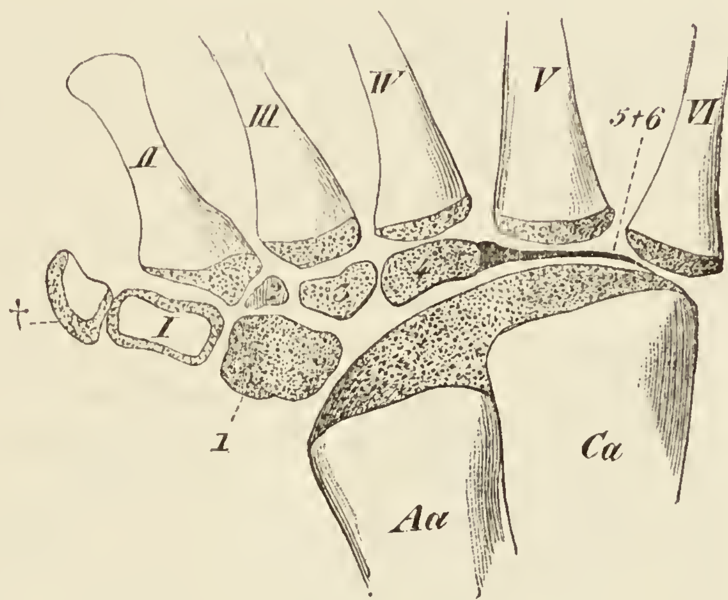


Fig. 178.

Fig. 177. Carpus von Bufo viridis, rechte Seite von oben. *R*, *U* Radius und Ulna zu einem Stück verschmolzen. *r* Radiale, *u* Ulnare, *c* Centrale, 1—5 die Carpalia der zweiten Reihe, wovon 3, 4 und 5 untereinander zusammengeflossen sind, *I*—*V* die fünf Metacarpalia.

Fig 178. Tarsus von Discoglossus pictus, rechte Seite von oben. *Aa* Astragalus, *Ca* Calcaneus, 1—4 die vier tibialwärts gelagerten, discreten (knorpeligen) Tarsalia, 5 + 6 viertes und fünftes, auf ein fibröses Band reducirtes Tarsale, I—VI erster bis sechster Metatarsus, † erste (einzige) Phalange des ersten (sechsten) Fingers.

Im **Tarsus** finden wir anstatt der drei gewöhnlichen Stücke der ersten Reihe, also statt des Tibiale, Intermedium und Fibulare, zwei an ihren Enden häufig durch einen gemeinsamen Knorpelüberzug vereinigte, lange Knochen von cylindrischer Form (Fig. 178, *Aa*, *Ca*). In dem einen (*Aa*) haben wir uns ein vereinigtes Tibiale und Intermedium vorzustellen und bezeichnen ihn mit **Astragalus**, der andere repräsentirt das Fibulare, oder, wie wir es jetzt heissen wollen, den **Calcaneus.** In der zweiten Reihe finden wir gewöhnlich noch vier getrennte Stücke, während ein fünftes und sechstes in der Regel nur durch eine dünne, fibröse, von Knorpelinseln durchsetzte Platte repräsentirt wird, die am Tarsale IV (Fig. 178) festhängt und sich von hier aus fibularwärts zwischen Calcaneus und Metatarsus V—VI einschiebt. Ein Centrale ist im Tarsus der Anuren bis jetzt so wenig nachgewiesen als ein Intermedium.

Während beim Carpus in der Regel nur auf der ulnaren, seltener auf der radialen Seite, die Spur eines sechsten, beziehungsweise ersten Fingers getroffen wird, ist dies bei zahlreichen Anuren auf der tibialen

Seite der Fall (G. Born). (Vergl. das über den Carpus von Menopoma Mitgetheilte.)

Auf der beistehenden Abbildung von Discoglossus pictus (Fig. 178) sehen wir einen solchen sechsten Strahl (I, 1 †) durch drei Stücke repräsentirt. Das erste proximal liegende entspricht einem Tarsale, das zweite einem Metatarsus und das dritte einer Phalange. Bei Hyla arborea finden sich nur zwei Stücke, bei andern Anuren dagegen sogar vier.

Die Metatarsalknochen und die Phalangen, zwischen welchen sich bei Anuren die Schwimmhaut ausspannt, sind entsprechend der Funktion als Schwimm- und Sprung-Organ sehr lang und schlank ausgezogen. Mit der hüpfenden Lebensweise ist auch die excessive Länge des Femur, sowie der Unterschenkelknochen, die bei den Anuren zu einem Stück verwachsen, in Verbindung zu bringen.

Was die untergegangenen Geschlechter der Amphibien betrifft, so scheint der Carpus und Tarsus bei den meisten, wenn nicht bei allen Stegocephalen, das ganze Leben in knorpeligem Zustande verharrt zu haben, so dass wenige oder gar keine Spuren auf uns gekommen sind. Hand und Fuss waren, was die Finger und Zehen betrifft, nach dem fünfstrahligen Typus gebaut und im Verhältniss zur übrigen Extremität hie und da von enormer Länge. Die zahlreichen (bis 6), kleinen Phalangen waren sanduhrförmig eingeschnürt, stimmen also im Wesentlichen mit denjenigen der heutigen Urodelen überein. Um so kürzer waren die übrigen Knochen der Extremitäten; an ihren Enden stark verbreitert und offenbar mit starken Knorpelapophysen versehen, deuten sie auf eine schwimmende Lebensweise hin. Letzteres gilt auch für die Ganocephalen (Archegosaurus), doch kommt es hier bei älteren Thieren zur Herausbildung stattlicher Gelenkköpfe und mit dieser stärkeren Verknöcherung der Extremitäten stimmt auch der im Carpus und Tarsus Platz greifende Ossificationsprocess. Carpus und Tarsus besitzen eine grössere Zahl von Einzelstücken, so dass wir darin vielleicht die Stammform des Hand- und Fuss-Skeletes der heutigen Urodelen erblicken dürfen (G. Baur). Der Knorpel muss dabei noch eine grosse Rolle gespielt haben, denn die einzelnen Stücke liegen sehr weit auseinander. Die Hand war an ihrem distalen Ende zugespitzt und besass sehr schlanke, lange Phalangen mit nur mässig aufgetriebenen Gelenkenden. Im Verhältniss zum übrigen Körper waren die Extremitäten ausserordentlich klein, ja relativ kleiner, als bei Amphiuma und Proteus.

Ueber die Extremitäten der Labyrinthodonten herrscht noch grosses Dunkel; das einzige Exemplar, von dem sie bekannt sind, ist der triassische Labyrinthodon Rütimeyeri und hier scheint die Zahl der Carpalstücke mit der der heutigen Urodelen übereinzustimmen. Auch war die Hand vierfingerig und der Fuss fünfzehig. Zwischen Vorder- und Hintergliedmaassen besteht kein wesentlicher Grössenunterschied und die frühere Ansicht, die Labyrinthodonten seien wie die Frösche hüpfende Thiere gewesen, muss als beseitigt erachtet werden (Wiedersheim).

Dass auch in der Kohlenperiode schon schlangenähnliche, nach dem Typus der Gymnophionen gebaute Thiere existirt haben, ist durch mehrere Befunde (Dolichosoma, Ophiderpeton) erwiesen (Huxley, A. Fritsch).

Reptilien.

Wie im ganzen Skelet der Reptilien, so tritt auch in dem der Extremitäten der Knorpel gegenüber dem Knochen gewöhnlieh sehr in

den Hintergrund. Es spricht sich dies vor allem in dem fast immer verknöcherten Carpus und Tarsus, sowie in dem Kürzerwerden der Knorpelapophysen an den langen Knochen aus. Andrerseits treten starke Muskelleisten, Höcker etc. auf und Finger und Zehen sind meistens mit Krallen versehen.

Da die ungeschwänzten Batrachier im Carpus, wie in so vielen anderen Punkten eine eigenartige, nach einer ganz anderen Seite hingehende Entwicklungsrichtung einschlagen, so wird es sich fragen, ob wir den ursprünglicheren Typus der Urodelenextremität hier wieder zum Ausdruck kommen sehen? Dies ist nun allerdings der Fall und zwar bei den **Schildkröten**, vor allem bei Chelydra, deren **Vorderextremität** sich direct an jene anschliessen lässt. Die einzelnen Carpalstücke sind jedoch hier in der Regel mehr in die Breite angeordnet und gestalten so die Hand noch ruderartiger, als bei den Urodelen. In der Mitte liegt das Centrale, entweder isolirt, oder mit dem Radiale (Emys) zusammengeflossen und im Uebrigen stimmt Alles mit dem Carpus der Urodelen, nur dass hier, den fünf Fingern entsprechend, in der Regel fünf Carpalia angelegt sind. Zuweilen kommen Verwachsungen vor, so z. B. zwischen Carpale 4 und 5 (Emys) oder zwischen 1 und 2 (Testudo), so dass die ursprüngliche Zahl „neun" eine Reduction erfährt.

Bemerkenswerth ist das Auftreten eines oder zweier Sesambeine, die am ulnaren und radialen Carpalrand liegend, als Rudimente eines früher vorhandenen sechsten und siebenten Strahles gedeutet werden müssen (Trionyx, Chelonia, Emys u. a.). Die Ulna tritt an Länge hie und da (Chelonia, Emys) bedeutend hinter dem Radius zurück, stets aber bleiben beide Knochen von einander getrennt.

Sphargis coriacea nimmt insofern eine Ausnahmestellung unter allen übrigen Schildkröten ein, als sich in ihrem sehr lange knorpelig bleibenden Carpus ein Os centrale nicht einmal mehr in embryonaler Anlage zeigt (C. Hoffmann).

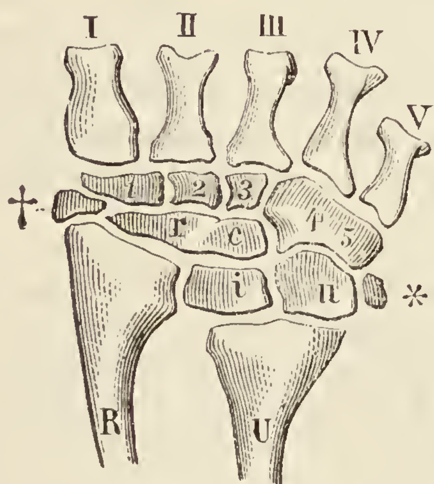


Fig. 179.

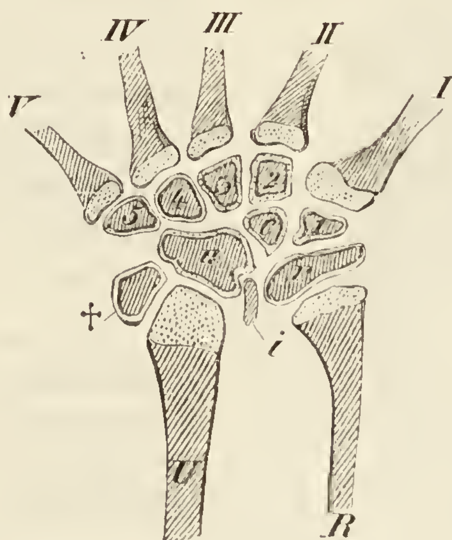


Fig. 180.

Fig. 179. Carpus von Emys europ., rechte Seite von oben, *R*, *U* Radius und Ulna, *r c* Radiale und Centrale zusammengeflossen, *i* Intermedium, *u* Ulnare, 1—5 die Carpalia, wovon 4 und 5 miteinander verschmolzen sind, † * ein am ulnaren und radialen Rand gelegenes Sesambein (Andeutung eines sechsten und siebenten Strahles), *I*—*V* die fünf Metacarpen.

Fig. 180. Carpus von Lacerta agilis, linke Seite von oben. *U*, *R* Ulna, Radius, *u* Ulnare, *i* Intermedium, *r* Radiale, *c* Centrale, 1—5 die fünf Carpalia, † Sesambein, *I*—*V* die fünf Metacarpen.

Auch für den **Carpus** der **Lacertilier** kann derjenige der Urodelen als Ausgangspunkt genommen werden (Fig. 180); ein Unterschied

besteht nur in dem rudimentären Charakter des Intermedium, das zwischen Radius und Ulna zuweilen weit emporgeschoben und seiner Kleinheit wegen oft schwer aufzufinden ist. Bei Ascalaboten legt es sich nicht einmal mehr in embryonaler Zeit an. Die fünf in ihrer Form oft scharf charakterisirten Carpalia bleiben stets getrennt und fliessen nie zusammen. Wie bei Cheloniern, so findet sich auch hier die Spur eines sechsten Strahles und zwar in Gelenkverbindung mit der Ulna (Fig. 180 †).

Chamaeleo zeigt in seinem Carpus manche Besonderheiten, so findet sich z. B. ein ausserordentlich grosses verknöchertes Os centrale, ein sehr kleines knorpeliges Intermedium, ein knöchernes Ulnare und Radiale und endlich ein knorpeliges Carpale 1 und 5. Die übrigen Carpalia sind mit den entsprechenden Metacarpusbasen verwachsen. Zwischen dem Radiale und Carpale 1 liegt noch ein minimales Knorpelstück, das schwer zu deuten und vielleicht nur accessorisch ist. Embryologische Studien müssen dies feststellen.

Der **Carpus** der **Crocodilier** nimmt eine ganz isolirte Stellung ein, so dass er sich auf denjenigen der Urodelen, Chelonier und Lacertilier nicht direct zurückführen lässt.

An den Radius stösst ein sanduhrförmig eingeschnürter, länglicher Knochen. Es ist dies das Radiale und ganz ähnlich gestaltet, wenn auch viel kleiner, ist das Ulnare. Von einem Intermedium ist auch in frühen Embryonalstadien keine Spur zu entdecken. Dagegen findet sich, wie bei Lacertiliern, in engem Contact mit dem Ulnare, auch hier wieder die Spur eines sechsten Strahles. An diese drei Stücke stossen in distaler Richtung noch weitere drei, wovon das eine dem Carpale 1 und 2, das andere dem Carpale 3, 4 und 5, das dritte aber, welches sich enge an das Radiale anlegt, dem Centrale entspricht[1]). Letzteres ist, wie bei Anuren und Säugern, an den radialen Carpalrand gerückt. Die Stücke der distalen Reihe treten gegen die grossen der proximalen sehr in den Hintergrund und bemerkenswerth ist die Praevalenz der ganzen radialen Hälfte der Hand gegenüber der ulnaren. Stets sind fünf Finger entwickelt, wovon der erste bis fünfte Krallen trägt.

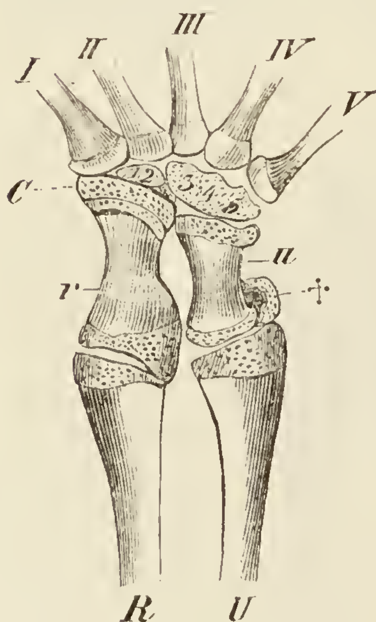


Fig. 181. Carpus von Alligator luc. (junges Thier), rechte Seite von oben. *R*, *U* Radius, Ulna, *r* Radiale, *u* Ulnare, *C* Centrale, 1—5 die fünf noch nicht ossificirten Carpalia, wovon 1 und 2, sowie 3, 4 und 5 je zu einem Stück zusammengeflossen sind, † Sesambein, *I*—*V* die fünf Metacarpen.

Wie gross die Phalangenzahl gewisser fossiler Reptilien gewesen sein muss, beweisen die Mosasaurier Amerikas. So besass z. B. Lestosaurus simus (Marsh) fünf bis sechs Fingerglieder, so dass die ganze, offenbar aufs Schwimmen berechnete Hand zusammen mit dem Carpus die gesammte übrige Extremität ums Doppelte an Länge übertraf.

---

1) Weitere Untersuchungen müssen lehren, ob in dem Centrale noch ein Carpale 1 enthalten ist. In diesem Fall würde dann das von mir mit 1 und 2 bezeichnete Stück der distalen Carpalreihe nur einem Carpale 2 entsprechen.

Von Interesse ist das Handskelet der **Flugsaurier**, bei denen der vierte, beziehungsweise fünfte (ulnare) Finger sich zu einem enorm langen und starken, vierfach gegliederten Stab verlängerte, der im Dienste der zwischen ihm und der ganzen Körperseite ausgespannten **Flughaut** gestanden haben muss (**Pterodactylus**, **Rhamphorhynchus phyllurus**, Fig. 182, 52).



Fig. 182. Pterodactylus nach Goldfuss. (Das Handskelet ist corrigirt.)

Er war so lang als der ganze übrige Körper von der Schwanzspitze bis zum Hinterhaupt und an seiner letzten Phalanx trug er im Gegensatz zu den übrigen Fingern keine Kralle, sondern lief nur zugespitzt aus.

Merkwürdig ist, dass bei manchen fossilen Sauriern, genau wie bei manchen Säugethieren der Jetztwelt, auf der ulnaren Seite des Humerus ein **Foramen supracondyloideum** für den Durchtritt des **Nervus medianus** und der **Arteria brachialis** auftritt, wie z. B. bei den **Anomodontia** und **Theriodontia**, zwei triassischen Thiergruppen, deren Extremitätenknochen geradezu monströs entwickelt und mit mächtigen, auf eine gewaltige Muskulatur hindeutenden Leisten und Kanten versehen war. Diese Reptiliengruppe wird uns um so interessanter, als wir bei manchen Vertretern derselben aus der Beschaffenheit der Vorderarmknochen nicht nur auf Beugung und Streckung, sondern auch auf **Pronatio** und **Supinatio** schliessen können, also auf jenen Mechanismus, wie er heutzutage nur noch diejenigen Säugethiere charakterisirt, deren Hand einer bedeutenden Beweglichkeit fähig, d. h. zum **Greifen** und **Fassen** tauglich ist.

Bei einer Anzahl von Reptilien kommt ein **Canalis supracondyloideus** auf der **Radialseite** des Humerus vor und dient hier zum Durchtritt des **Nervus radialis**, beziehungsweise seines tiefen Astes

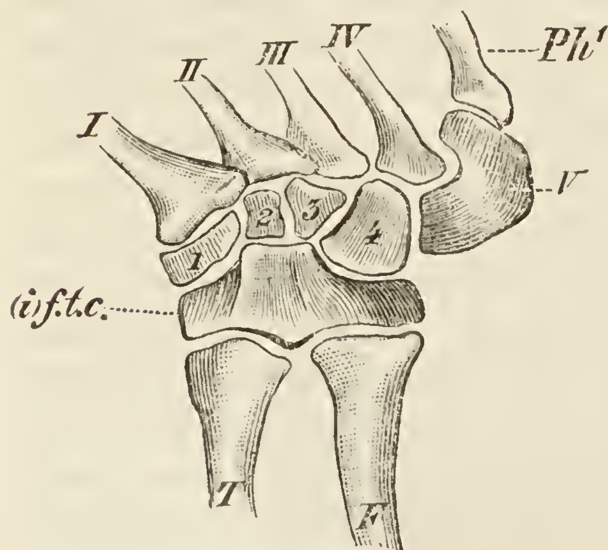
(gewisse Chelonier, Saurier und Plesiosaurier). Ja bei Brithopus, einem theriodonten Reptil, kommen beide Canäle gleichzeitig vor und dies gilt auch für Hatteria, obgleich hier der Radialiscanal sehr fein ist (Bayer, Dollo, Fürbringer). Auch bei Casuarius finden sich Spuren des Radialcanales und diese sind als altes Erbstück von reptilienartigen Vorfahren her zu betrachten. Als secundäre Erwerbungen dagegen sind die Andeutungen eines Radialcanales bei Carinaten und gewissen Säugern (Marsupialier, Edentaten) aufzufassen (Fürbringer).

Die durchaus soliden, compacten Extremitätenknochen der **Dinosaurier**, wie vor allem der Humerus, zeichneten sich durch ihre excessive Breite aus, welche der Länge oft beinahe gleichkam, wie z. B. bei Pareiasaurus bombidens. Was den Carpus betrifft, so stimmt er nach G. Baur in manchen Punkten mit dem von Hatteria überein. Hier wie dort ist ein doppeltes Centrale vorhanden und das Intermedium gewaltig entwickelt (Stegosauria, Camptonotus). (Schon vor G. Baur hat F. Bayer bei Hatteria ein doppeltes Centrale nachgewiesen). Bei den Dinosauriern articulirt sowohl das Intermedium, als das Ulnare und Pisiforme mit der Ulna. Das Radiale steht mit dem Radius in Gelenkverbindung. Die 5. distalen Carpalia articuliren je mit einem Metacarpalis.

Im Carpus der Protorosauria waren mindestens neun, wahrscheinlich aber zehn Elemente, worunter zwei Centralia vorhanden. Nach G. Baur erinnert er in manchen Punkten an denjenigen der Menopomidae.

Die bei Anuren beobachtete Reduction der Tarsalstücke kommt bei Reptilien noch viel mehr zur Geltung und leitet allmälig zu den Vögeln hinüber. Zugleich macht sich den Amphibien gegenüber, wie überall im Skelet, so auch hier ein viel stärkerer Ossificationsprocess bemerkbar, so dass der Tarsus aller Reptilien im ausgewachsenen Zustand fast oder auch ganz verknöchert ist.

Im **Tarsus** aller **Schildkröten** findet sich in embryonaler Zeit ein einziges, grosses Knorpelstück, in welchem drei Ossificationspunkte entstehen (C. K. Hoffmann). Zwei davon entsprechen je einem Fibulare und Tibiale, der dritte einem Centrale. Alle drei bilden später einen einzigen Knochencomplex, wie z. B. bei Emys europaea (Fig. 183 *i, f, t, c*) oder bleibt das Fibulare getrennt (Chelydra, Testudo). Der Fuss bewegt sich hier im Intertarsalgelenk.



Wo bei den Schildkröten das Intermedium bleibt, ist um so schwerer zu entscheiden, als es sich nicht einmal mehr embryonal anlegt. Gleichwohl lässt sich annehmen, dass es in dem tibialen Ossificationspunkt mit enthalten ist. Bei den Trionycidae kommt auch ein Fibulare als discreter Ossificationspunkt nicht mehr zur Entwicklung. In der zweiten Tarsalreihe liegen vier getrennte Knöchelchen, wovon aber das vierte wahrscheinlich noch ein fünftes

Fig. 183. Tarsus von Emys europaea, rechte Seite von oben. *T* Tibia. *F* Fibula, (*i*)*f.t.c.* Die zu einem Stück vereinigten Tarsalia (Intermedium (?) Fibulare, Tibiale, Centrale), der ersten Reihe, 1—4 Tarsalia der zweiten Reihe, *Ph*¹ Erste Phalanx des fünften Fingers, *I*—*V* die fünf Metatarsalia.

in sich schliesst (Os cuboides). Am längsten knorpelig bleibt der Tarsus von Sphargis coriacea.

Tibia und Fibula bleiben stets getrennt und stellen zwei ziemlich ähnliche Knochen dar. Nach G. Baur findet sich bei Chelonia der Rest eines tibialen Fingers.

Auch bei den **Sauriern** legt sich in der ersten Reihe des **Tarsus** ein einziges, grosses Knorpelstück an, in welchem aber nicht mehr als zwei Ossificationspunkte entstehen, welche einem Astragalus und Calcaneus entsprechen. Also ist auch hier das Centrale ausgefallen und der Reductionsprocess noch weiter fortgeschritten, als bei den Cheloniern.

Bei Ascalaboten (Platydactylus guttatus) findet sich am fibularen Rande des die proximale Tarsalreihe repräsentirenden Knochens der letzte Rest eines sechsten Strahles, wie er auch am ulnaren Rand der Lacertilierhand sich findet (Wiedersheim) (Figur 184 †).

In der zweiten Tarsalreihe legen sich nur zwei discrete Knöchelchen an, d. h. Tarsale *III* und Tarsale *IV* + *V*. Von andern Tarsalia findet sich keine Spur und Metatarsale *I* und *II* articuliren von Anfang an mit dem Tibiale (Astragalus). Die zugehörigen Tarsalia sind ontogenetisch nicht mehr nachweisbar. Sicher sind dieselben nicht mit den entsprechenden Metatarsen verschmolzen (G. Baur).

Sehr bedeutende Unterschiede von dem eben geschilderten Verhalten zeigt der Tarseus der Chamaeleonten. Er besitzt ein grosses Centrale und in der ersten Reihe liegt, wie bei Lacertiliern, nur ein Knochenstück, das aber nicht, wie dort, aus zwei, sondern nur aus einem Ossificationspunkte entsteht (abgekürzte Entwicklung). Tarsale *I* legt sich getrennt an, während die übrigen Tarsalia (*II*—*V*) nur als besondere Knochenpunkte in den Basen der entsprechenden Metatarsen entstehen und mit ihnen zu einer einzigen Masse zusammenfiiessen. (Vergl. den Tarsus der Vögel.)

Bei den **Crocodiliern** treffen wir in der ersten Tarsalreihe zwei starke Knochen (Fig. 185 *t*, *i*, *c* und *f*). Der eine von ihnen, den man

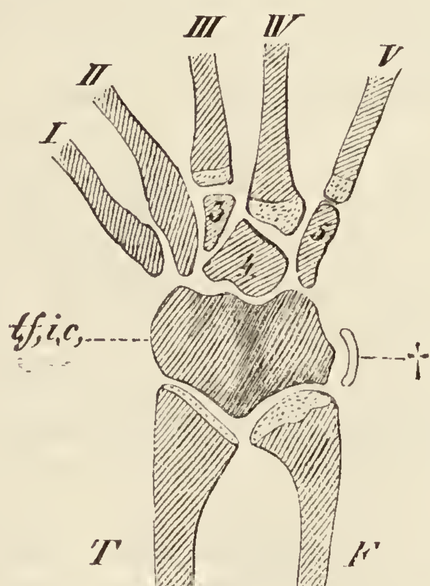


Fig. 184.

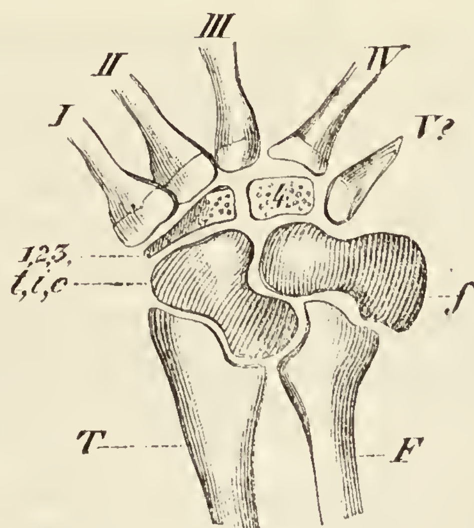


Fig. 185.

Fig. 184. Tarsus von Lacerta muralis, rechte Seite von oben. *T* Tibia, *F* Fibula, *t*, *f*, *i*, *c* der einem Tibiale, Fibulare, Intermedium und Centrale entsprechende Knochen der proximalen Reihe, † Sesambein (Spur eines sechsten Strahles im Tarsus der Ascalaboten, 3—5 die drei Tarsalia der distalen Reihe, *I*—*V* die fünf Metatarsen.

Fig. 185. Tarsus vom Crocodil, rechte Seite von oben. *T* Tibia, *F* Fibula, *t*, *i*, *c* das zu einem Astragalus vereinigte Tibiale, Intermedium und Centrale, *f* Fibulare (Calcaneus), 1—3 erstes bis drittes Tarsale, zu einem Stück zusammengeflossen, 4 viertes Tarsale, *I*—*IV* erster bis vierter Metatarsus, *V*? Tarsale oder Metatarsale 5.

mit Astragalus zu bezeichnen pflegt, entspricht einem Tibiale, Intermedium und Centrale, legt sich aber nur noch mit einem einzigen Knochenpunkte an. Der andere ist ein Fibulare, oder, wie man ihn mit einem der menschlichen Anatomie entlehnten Namen gewöhnlich bezeichnet, einem Calcaneus. Dieser Knochen entwickelt hier an seiner Hinterseite zum ersten Mal jenen Vorsprung, welcher bei den Säugethieren unter dem Namen des Calx oder Tuber calcanei bekannt ist. In der zweiten Tarsalreihe liegen in embryonaler Zeit vier kleine Knorpel, die den vier tibialwärts gelegenen Tarsalia entsprechen. Tarsale 1—3 fliessen später zu einer einzigen Knorpelscheibe zusammen, Tarsale 4 bleibt getrennt (Fig. 185). Fibularwärts an dieses legt sich ein kurzer, vorne zugespitzter Knochenzapfen an (*V*?), von dem es unsicher ist, ob er einem Tarsale oder Metatarsale 5 entspricht; letzteres erscheint mir wahrscheinlicher.

Vögel.

Indem der Archaeopteryx an der Vorderextremität noch drei freie Metacarpen, sowie drei wohl differenzirte, mit starken Krallen versehene Finger besass [1]), welche nicht mit Federn überzogen, sondern frei waren, sehen wir in ihm den Reptilientypus noch so deutlich erhalten (Fig. 21a und 186), dass Jeder, der von der Anwesenheit des Federkleides keine Kunde hätte, die Extremität jenes Urvogels als diejenige einer dreifingerigen Eidechse auffassen würde.

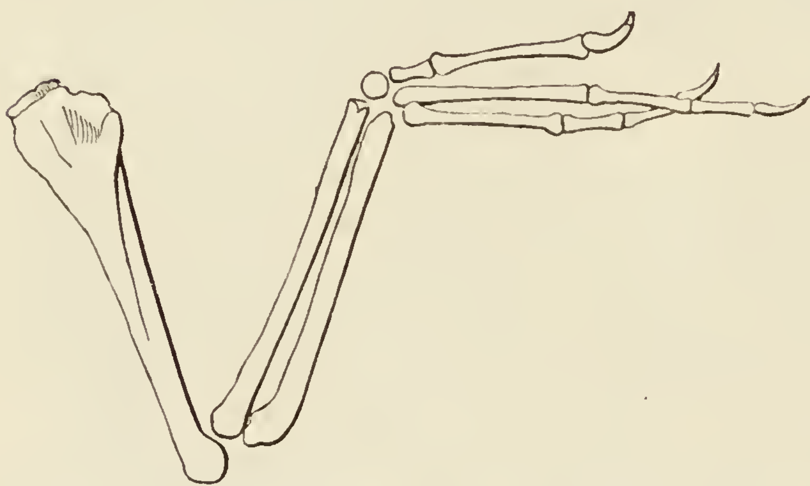


Fig. 186. Vorderextremität des Archaeopteryx lithogr. nach C. Vogt.

In scharfem Contrast dazu steht das Handskelet der jetzigen **Vögel**, bei denen es in Anpassung an das Fluggeschäft einer bedeutenden Modification unterliegt, obgleich sich auch bei ihnen ausnahmsweise noch Fingerkrallen finden (Apteryx, Rhea, Struthio, Megapodius u. a. Vergl. die Anmerkung).

Indem die Vorderextremität der Vögel die Fähigkeit eines Geh- und Greifwerkzeuges einbüsst, verliert sie an ihrem peripheren Abschnitte auch alle charakteristischen, anatomischen Eigenthümlichkeiten eines solchen und wird hier in demselben Maasse reducirt, als Humerus und Vorderarm durch ihre Beziehungen zum Flügel eine ausserordentliche Entwicklung erfahren und der Hinterextremität gegenüber immer mehr in den Vordergrund treten. Eine Ausnahme davon machen nur

1) Der erste Finger besass 2, der dritte 3, der vierte 4 Phalangen. Zehn Familien der heutigen Carinaten besitzen noch dieselbe Phalangenzahl am ersten Finger, wie Archaeopteryx, d. h. zwei und stets an der letzten eine Endkralle. Vier Carinatenfamilien besitzen auch am zweiten Finger noch drei Phalangen, aber nur zwei davon tragen noch eine Endkralle. Der dritte Finger aber besitzt bei allen heutigen Carinaten nur eine einzige Phalange und nie mehr eine Kralle (Dames). G. Baur fand bei Enten-Embryonen am dritten Finger das Rudiment einer zweiten (knorpeligen) Phalange. Da nun der afrikanische Strauss auch im ausgebildeten Zustand jene zweite Phalange am dritten Finger besitzt, so hält B. es für möglich, dass sich hier beim Embryo vielleicht noch vier Phalangen, also die bei Archaeopteryx vorhandene Zahl, anlegen.

die Ratiten und Pinguine; bei Casuar und Apteryx erleidet das Handskelet eine so bedeutende Reduction, dass nur noch ein Finger zur Entwicklung kommt.

Wie die andern Knochen des Vogel-Skelets, so sind auch die Extremitäten lufthohl. Radius und Ulna bleiben stets von einander getrennt, ersterer ist häufig stärker entwickelt. Im **Carpus** des Embryos legen sich fünf discrete Knochen an, zwei in der ersten, drei in der zweiten Reihe. Erstere, welche einem Radiale und Ulnare entsprechen, persistiren das ganze Leben (Fig. 187, *r*, *u*), letztere schliessen dagegen mit den Basen der drei Metacarpen zusammen (Gegenbaur). Bei Archaeopteryx ist wie bei Apteryx und Casuarius nur ein einziges Carpalstück, nämlich ein Radiale, deutlich zu erkennen.

Die drei Metacarpusknochen selbst gehen im erwachsenen Thiere eine Verschmelzung unter einander ein. Am proximalen Ende sind alle drei, am distalen dagegen nur der zweite und dritte mit einander zusammengeflossen (Fig. 187 *MH*).

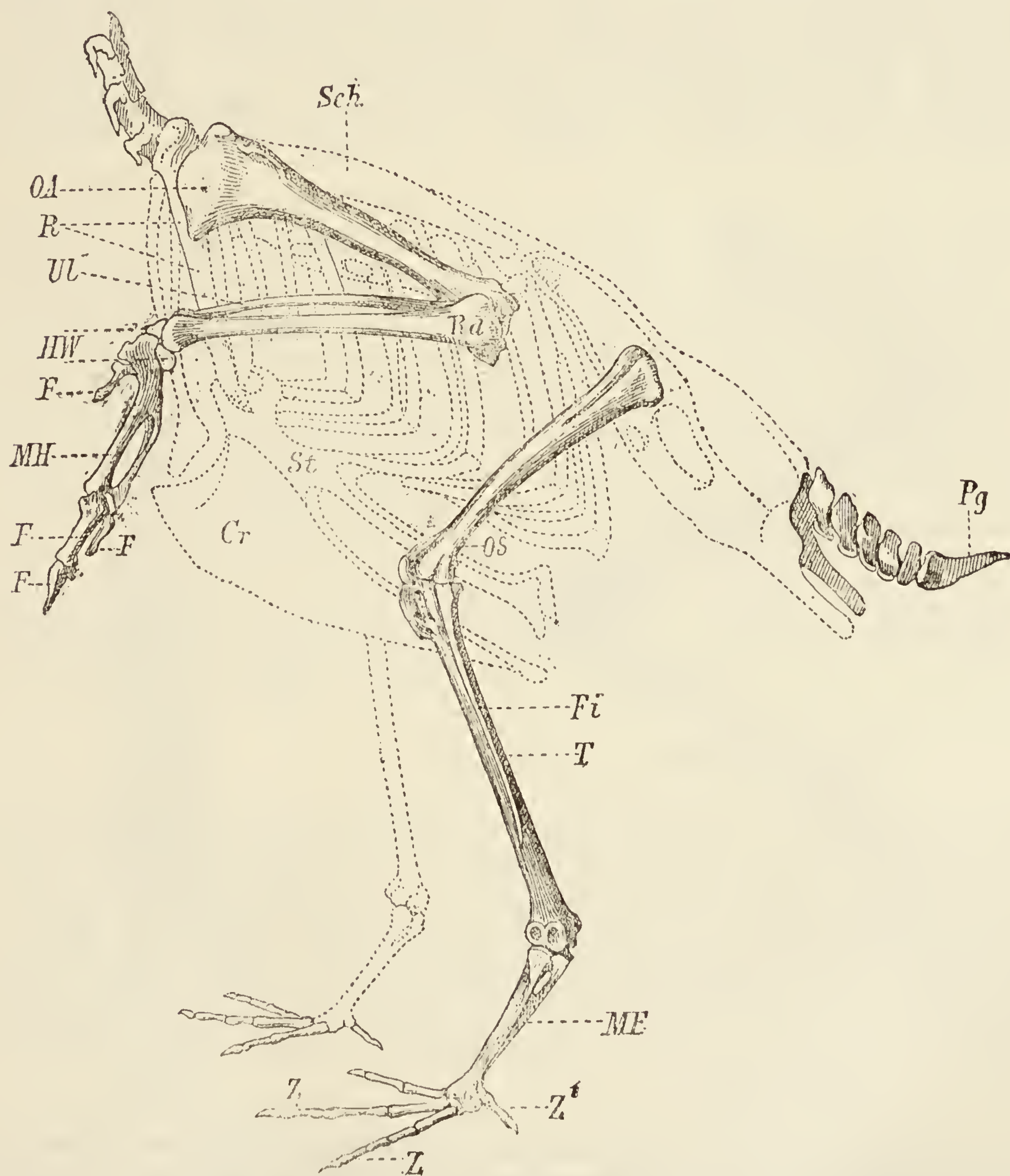


Fig. 187. Gliedmaassen- und Schwanz-Skelet eines Vogels (Carinate). Das Rumpfskelet ist durch Punkte angedeutet. *Sch* Schulterblatt, *R* Rabenschnabelbein (Coracoid), *St* Sternum mit Crista (*Cr*), *OA* Oberarmknochen, *R* Radius, *Ul* Ulna, *HW* Handwurzel, *MH* Mittelhand, *F*, *F* Finger, *Os* Oberschenkel, *T* Tibia, *Fi* Fibula, *MF* Mittelfuss, *Z*, *Z*¹ Zehen, *Pg* Pygostyl.

So sehen wir also im Vogelcarpus die grösste, bis jetzt beobachtete Rückbildung auftreten, doch geschieht dies nicht unvermittelt, indem wir sie schon bei den Crocodiliern, wo auch das Radiale und Ulnare die wichtigste Rolle spielten, angebahnt sahen. Ferner unterlagen dort die ulnaren Strahlen den radialen gegenüber einem bedeutenden Reductionsprocess, so dass uns der gänzliche Ausfall derselben in der Vogelhand nicht unerwartet kommen kann.

Die schon bei Reptilien mehr und mehr zur Geltung kommende Reduction der **Fusswurzelknochen** erreicht bei den Vögeln ihr Maximum. Von allen bis jetzt bekannten Dinosauriern steht Compsognathus in den Formverhältnissen des Fusses den Vögeln resp. den Vogelembryonen am nächsten, ja man kann füglich behaupten, dass die Formverhältnisse des Fusses der Vögel in den verschiedenen embryonalen Stadien die Formverhältnisse des Dinosauriertarsus in den verschiedenen Ordnungen wiederholen (G. Baur). Gerade in dieser Aehnlichkeit der Tarsusbildung bei Dinosauriern und Vögeln liegt ein schlagender Beweis für die nahen genetischen Beziehungen beider Abtheilungen. Beim Vogel-Embryo besteht der Tarsus nur noch aus drei Stücken, zwei kleineren, proximal liegenden (Tibiale und Fibulare) und einem breiten, distalen Stück. Die beiden ersteren verschmelzen frühzeitig mit einander zu einem Stück, wobei das Fi-

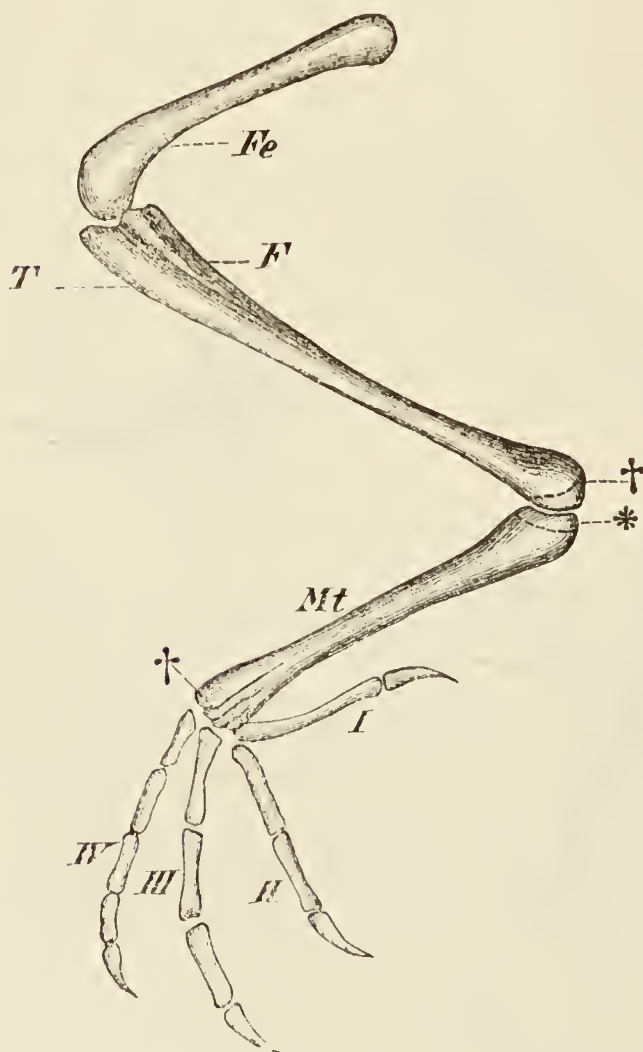


Fig. 188.

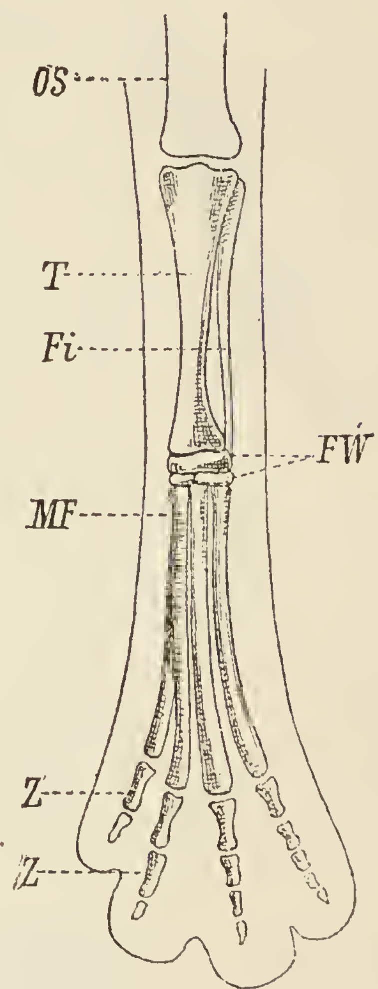


Fig. 189.

Fig. 188. Hinterextremität der Amsel. *Fe* Femur, *T* Tibia mit Fibula (*F*) verwachsen, † * Apophysen des Unterschenkels und des Metatarsus (*Mt*), in welchen die proximale und distale Tarsusplatte aufgegangen ist. Der ursprüngliche Zerfall des Metatarsus in einzelne getrennte Strahlen ist an seinem distalen Ende bei † angedeutet. *I—IV* erster bis vierter Finger.

Fig. 189. Hintere Extremität eines Vogelembryos. *Os* Oberschenkel, *T* Tibia, *Fi* Fibula, *FW* Fusswurzel, *MF* Mittelfuss, *Z*, *Z* Zehen.

bulare zugleich unter die Tibia zu liegen kommt. Das distale Stück entspricht dem Tarsale 1—5, also der II. Fusswurzelreihe (G. Baur).

Die proximalen Elemente verwachsen später mit dem distalen Ende der Tibia, die distalen mit den Basen der Metatarsen zu einer continuirlichen Masse, so dass also der Fuss des erwachsenen Vogels gar keine discreten Tarsuselemente mehr besitzt[1]).

Gleichwohl kann man, gestützt auf die Entwicklungsgeschichte, sagen, dass sich der Vogelfuss, wie bei Cheloniern und Sauriern, im Intertarsalgelenk bewegt.

Der Anlage nach sind fünf wohlgesonderte Metatarsen vorhanden, bald jedoch verschmilzt der fünfte mit der zweiten Tarsus-Reihe (G. Baur), während der zweite, dritte und vierte zu einer einzigen Knochenmasse („Laufknochen“) zusammenfliessen. Der Metatarsus der ersten Zehe bleibt bis zu einem gewissen Grade selbständig und bildet einen kleinen Anhang des Laufknochens (Fig. 188 †). Eine Anzahl von Furchen oder auch Spalten mit dazwischen liegenden Prominenzen am proximalen und distalen Ende des Laufknochens deuten auf die frühere Trennung hin. Die Zahl der Zehen ist bei Vögeln auf vier, drei, oder wie bei Ratiten gar auf zwei herabgesunken. Die Zahl der Phalangen geht von der ersten Zehe bis zur vierten von zwei bis fünf. Die schon in ihrer ersten Anlage mächtige Tibia ist mit der Fibula mehr oder weniger verwachsen und letztere stellt stets nur einen rudimentären Knochensplitter dar, welcher nie den Tarsus erreicht.

Der Dinornis elephantopus, welchen man in den Flussbetten Neuseelands in fossilem Zustande findet, besass, wie auch schon sein Name sagt, monströse Hinterextremitäten. Von vielen oder vielleicht von allen Dinosauriern, die nur eine und zwar die distale Tarsalreihe besassen, muss man annehmen, dass sie sich in Folge der ungleichen Grössenverhältnisse der Vorder- und Hinterextremität, ähnlich wie die Känguruhs[2]) in hüpfender Weise fortbewegt haben und wahrscheinlich sind die im Zechstein sich findenden Fussspuren ihnen und nicht Vögeln zuzuschreiben. Im letzteren Falle müssten diese, nach der Schrittweite zu urtheilen, eine Höhe von 18—20 Fuss besessen haben (Marsh). Der Archaeopteryx, sowie auch die Odontornithes Nordamerikas besassen schon einen vollkommenen Vogelfuss und die Phalangenzahl des ersteren stimmt genau mit der der vorderen Extremität überein.

Säuger.

Bildet auch bei den meisten Vertretern dieser Gruppe die vordere Extremität wie die hintere ein Locomotionsorgan, so erhält sie doch bei andern insofern einen ganz verschiedenen physiologischen Charakter, als sie sich aus einem Stütz- oder Gehorgan in ein **Greiforgan** verwandelt. Damit geht eine viel schärfere Individualisirung der Knochen, namentlich derjenigen des Vorderarmes Hand in Hand. An der Ulna unterscheidet man einen Hemmungsfortsatz für die Streckbe-

---

1) Ob ein vom Tibiale nach oben sich erstreckender Fortsatz („Processus ascendens astragali“) einem Os intermedium entspricht, wie E. S. Morse will, kann zur Zeit noch nicht sicher entschieden werden.

2) Für den Iguanodon Bernissartensis hat dies jedenfalls keine Geltung, denn dieser benützte, wie Dollo auf das Ueberzeugendste nachgewiesen hat, beim Gange nur seine hinteren Extremitäten.

wegung, am Radius wird das obere Ende zum Capitulum und an den distalen Enden beider Knochen treten die sog. Processus styloidei auf. Die Umwandlung in ein Greiforgan beruht im Wesentlichen darauf, dass die ursprünglich fest mit einander verbundenen Vorderarmknochen ganz allmälig sich von einander lösen und in gegenseitige Gelenkverbindung treten. Die ideale Bewegungsaxe geht in proximo-distaler Richtung durch das obere Ende des Radius und verlässt ihn dann, um, in die Ulna übertretend, diesen Knochen zu durchziehen. Wenn man nun daraus folgern kann, dass der Radius an seinem oberen Ende sich um seine eigene Axe, mit seinem unteren dagegen um eine fremde, d. h. ausser ihm liegende Axe dreht, so wird sich daraus weiter ergeben, dass er bei dieser Bewegung oben in loco bleibt, während er unten einen Bogen um die Ulna beschreibt und dabei die an ihn befestigte Hand mit sich nimmt und zugleich um ihre Längsaxe dreht. Diese durch eine besondere Muskelgruppe vollführte Bewegung, bei der die anfangs nach oben schauende Handfläche (Palma manus) nach abwärts gewendet wird, nennt man **Pronatio** und die gegentheilige **Supinatio.**

Wenn ich früher bei Aufstellung der Homologieen zwischen der Vorder- und Hinterextremität den Humerus dem Femur, den Radius der Tibia und endlich die Ulna der Fibula gleichsetzte, so wird man zur Bestätigung dieses Satzes billiger Weise auch eine homologe Lagerung jener Knochen erwarten dürfen. Dies ist nun auch für den Humerus und Femur der Fall und es bedarf dies gar keiner weiteren Ausführung; anders aber scheint es sich mit den Knochen des Vorderarms und Unterschenkels zu verhalten. Ausgehend von der Supinationsstellung des Vorderarms, liegt der Radius aussen, die Ulna innen, während wir von den als homolog betrachteten Knochen des Unterschenkels gerade das Gegentheil beobachten. Wenn wir uns zur Erklärung dieses verschiedenen Verhaltens zu den niederen Thierklassen, vor Allem zu den Urodelen wenden, so sehen wir hier bei ruhig auf den Boden aufgesetzter Extremität den Radius noch einwärts vorwärts liegen, in seiner ganzen Länge parallel der Ulna, ohne Kreuzung mit derselben. Wir können jene Armstellung der Urodelen dadurch nachahmen, dass wir unsern Vorderarm einfach proniren, im Cubitalgelenk beugen und die Hand in Hyperextension auf eine Unterlage setzen. Wie hiebei das distale Radiusende medialwärts gegen den Körper schaut, so ist dies bei den Urodelen mit dem ganzen Radius der Fall. Bei den Reptilien und bei dem grössten Theil der Säugethiere, wie bei den Carnivoren, Ungulaten u. v. a. kommt der Radius gerade nach vorn und die Ulna, welche verkümmern oder mit dem Radius verwachsen kann, nach hinten zu liegen. Bei den höchsten Säugethiertypen endlich verbindet sich das proximale Radiusende mit dem Condylus externus des Humerus, während sein distales fürs erste noch medianwärts gelagert bleibt. Die hieraus resultirende Kreuzstellung beider Vorderarmknochen wird nun durch Ausbildung eines Gelenkes zwischen ihren distalen Enden resp. durch die hieraus sich ergebende Supination corrigirt, so dass der Radius, dessen distales Ende um dasjenige der Ulna rotirt, in eine Parallelstellung zu dieser gebracht werden kann. Es ist zwar schon bei Marsupialiern eine Pronatio und Supinatio der Vorderarmknochen angebahnt, zur höchsten Ausbildung aber kommt sie erst bei den Primaten.

Wir haben also gesehen, dass es sich um eine Verschiebung des

oberen Radiusendes handelt und es wird sich die Frage ergeben, unter welchem Einfluss jener Lagewechsel vor sich geht? Dass dabei die immer mehr sich differenzirende Musculatur eine grosse Rolle spielt, steht ausser allem Zweifel, allein diese genügt nicht zu einer befriedigenden Erklärung. Es handelt sich dabei vielmehr noch um eine phylogenetisch und ontogenetisch zum Ausdruck kommende Drehung des distalen Humerusendes, die wir mit Götte am besten mit dem Namen „radio-praeaxiale Torsion" bezeichnen können. Darauf basirt die Lageverschiebung des ursprünglich medianwärts (wie die Tibia) gelegenen Radius und die Homologie beider Extremitäten in obigem Sinn ist somit erwiesen; die hintere zeigt sich im Allgemeinen conservativer, die vordere ist modificirt.

Was den **Carpus** der Säugethiere betrifft, so ähnelt er ebenso wie der Tarsus, am meisten demjenigen der Urodelen und Chelonier. In der proximalen Reihe liegen in der Regel die bekannten drei Knochen, wovon aber zwei, nämlich das Radiale (Naviculare) und das Intermedium (Lunatum) zu einer Masse zusammenfliessen können. In der distalen Reihe finden sich meist vier Carpalia s. s, von denen das am ulnaren Rand befindliche Hackenbein (Os uncinatum) genannt wird. Dieser Knochen articulirt mit zwei Metacarpen, nämlich mit dem vierten und dem fünften und weist so auf seine ursprüngliche Doppelnatur zurück. Letztere wird auch, ganz abgesehen von dem bekannten Verhalten des Carpalskeletes niederer Wirbelthiere, noch dadurch bewiesen, dass sich ein Zerfall dieses Knochens in zwei Abschnitte nicht nur bei verschiedenen Thieren [Beutler, Nager, Ziphius (Hyperoodon)], sondern häufig auch beim Menschen angedeutet findet (Bardeleben)[1]).

Was das Os centrale anbelangt, so weist Alles darauf hin, dass es ursprünglich allen fünffingerigen Säugethieren zukam und dass es sich wohl bei den meisten in embryonaler Zeit wenigstens wird noch nachweisen lassen. So ist es beim Menschen z. B. von Rosenberg aufgefunden worden, allein als selbständiger Knochen bleibt es beim Erwachsenen nur in 0,4 % der Fälle erhalten. In der Regel fliesst es — und dies gilt wahrscheinlich auch für den Chimpanze und den Gorilla, sowie für Hylobates leuciscus — mit dem Radiale zusammen (Leboucq). Indem sich hier, sowie bei zahlreichen andern Säugethieren, eine quer über den letztgenannten Knochen herüberziehende Furche noch deutlich nachweisen lässt, kann man daraus schliessen, dass das Os centrale seine selbständige Existenz noch nicht lange aufgegeben hat.

Es ist dies eine der Thatsachen, welche auf den dem Wirbelthierkörper zu Grunde liegenden, einheitlichen Organisationsplan gerade hinsichtlich des Menschen das hellste Licht werfen und der Nachweis des Os centrale im Carpus des menschlichen Embryos ist einer der grössten Triumphe, welche die auf dem Boden der Descendenzlehre stehende Morphologie in den letzten Decennien errungen hat.

Allgemein verbreitet und oft sehr bedeutend entfaltet findet sich bei den Säugethieren jener Knochen am ulnaren Rand der ersten Carpalreihe, den wir schon bei Amphibien und Reptilien, nach dem Vorgange Gegenbaur's, als Spur eines „sechsten Strahles" auffassen

1) Entwicklungsgeschichtlich lässt sich dies übrigens, wie es scheint, nicht mehr bestätigen; es liegen hier bereits „verwischte" Verhältnisse vor.

gelernt haben, das sog. Os pisiforme. Erwägt man, dass bei gewissen Amphibien auch in der distalen Carpalreihe ulnarwärts noch ein selbständiges sechstes Carpale existirt, und dass auch bei Insectivoren hinter dem Metacarpus *V* noch ein besonderer Knochen vorkommt, so muss jene Auffassung von einem verloren gegangenen ulnaren Finger als vollkommen berechtigt erscheinen. Ja sie erhält noch eine weitere Stütze durch die von Bardeleben wahrscheinlich gemachte, discrete Anlage des Processus styloides ulnae beim menschlichen Embryo und möglicherweise ist auch die am distalen Ulna-Ende liegende Cartilago triangularis berufen, bei dieser Frage später noch eine Rolle zu spielen.

Abgesehen nun von diesen Spuren eines verlorenen Strahles am ulnaren Carpalrand, giebt es solche auch am radialen. Es handelt sich um die von Bardeleben so genannte Cartilago marginalis oder den **Praepollex**. Dieses Gebilde, dem wir ebenfalls schon bei Amphibien und Reptilien begegnet sind, findet sich fast bei allen Hauptgruppen der Mammalia, so z. B. bei amerikanischen Beutlern, Edentaten, Carnivoren, Nagern, Insectivoren, Fledermäusen, Affen und dem Menschen (Bardeleben).

Wir haben es also auch mit einem verloren gegangenen radialen Finger zu schaffen und neuere Untersuchungen Bardeleben's weisen darauf hin, dass sich Spuren desselben nicht nur in einem, der proximalen Carpalreihe angehörigen Element, d. h. also im Os radiale erhalten haben, sondern dass auch weiter distalwärts, d. h. am radialen Rand des Carpale *I* und des ersten Metacarpus. Andeutungen eines früheren Zerfalls in zwei Abschnitte existiren. Eine bedeutende Stütze erhält diese Ansicht, worauf Bardeleben mit Recht aufmerksam macht, durch das Verhalten der Musculatur. Man denke z. B. an die stets doppelte Sehne des Abductor pollicis longus der menschlichen Hand! Sollte nicht die radialwärts liegende, zweite Sehne auf den „Praepollex“ bezogen werden

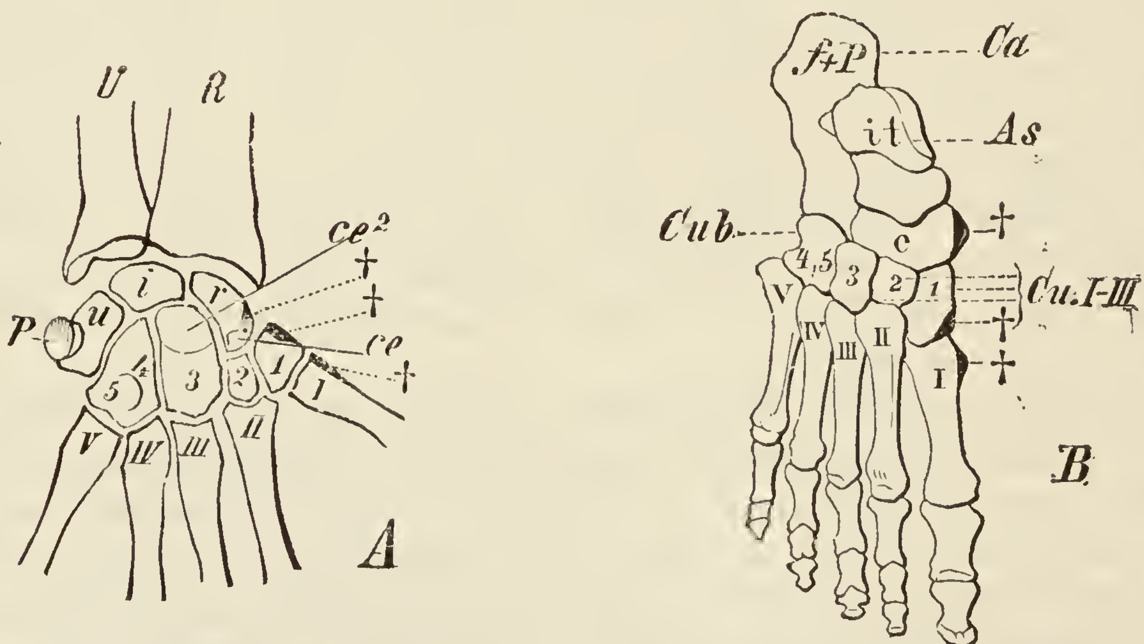


Fig 190. *A* Carpus des Menschen, *B* Fussskelet des Menschen. Praepollex und Praehallux sind schematisirt. *U* Ulna, *R* Radius, *r* Radiale-(Naviculare), *i* Intermedium-(Lunatum), *u* Ulnare (Triquetrum), *P* Pisiforme, *ce* Centrale mit dem Radiale verwachsen, *ce*² zweites Centrale (Kopf des Capitatum) (Carpale 3). 1—5 Die fünf Carpalia-(Tarsalia), wovon 4 und 5 zum Hamatum (Cuboides, *Cub.*) verwachsen sind, † † † Spuren des Praepollex resp. Praehallux. Tarsale 1—3 wird als erstes bis drittes Keilbein (*Cub. I—III*) bezeichnet, *c* Centrale-(Naviculare) tarsi, *it* Intermedio-tibiale = Astragalus (*As*) oder Talus, *f+P*, das zum Calcaneus (*Ca*) vereinigte Os pisiforme tarsi und das Fibulare. *I—V* Die fünf Metacarpen resp. Metatarsen.

dürfen? Heftet sie sich doch an den Knochenstellen an, welche zum „Praepollex" zu rechnen sind (Bardeleben).

In Erwägung dieser Thatsachen gelangt man zu dem Schluss, dass nicht die pentadactyle, sondern die **heptadactyle Urform** als Ausgangspunkt für die Säugethierhand zu nehmen ist. Wenn diese Ansicht richtig ist, so muss sie auch von Seiten des Fussskeletes eine Bestätigung erfahren und dies ist allerdings in ausgedehntestem Maasse der Fall.

In der distalen Reihe des **Tarsus** liegt die Homologie mit dem Carpus ohne Weiteres klar zu Tage.

Hier liegen, genau wie im Carpus, in der Regel vier getrennte Stücke, nämlich Tarsale 1—4. Die drei tibialwärts gelegenen werden häufig mit den der menschlichen Anatomie entlehnten Namen der Ossa cuneiformia (Ento-, Meso- und Ektocuneiforme), das am meisten fibularwärts liegende Stück als Os cuboideum bezeichnet. Dieses entspricht selbstverständlich dem Os hamatum im Carpus und weist, wie dieses, bei den oben genannten Thieren durch eine Furche auf seine ursprüngliche Doppelnatur zurück.

Am medialen (tibialen) Fussrand — und darin liegt wieder eine vollkommene Parallele mit dem Handskelet — findet sich bei den für den Besitz eines „Praepollex" oben schon namhaft gemachten Säugethiergruppen (mit Ausnahme der Fledermäuse, dagegen mit Hinzunahme der Monotremen) ebenfalls ein kleiner Knochen. Dies ist der **„Praehallux"**, also wieder die Spur einer verloren gegangenen, sechsten, oder eigentlich richtiger, ersten Zehe. Ihr proximales Tarsalstück steckt im Os naviculare (= Tuberositas navicularis), weiterhin in dem, im menschlichen Embryo z. B., doppelt sich anlegenden Tarsale *I* (Cuneiforme *I*) und noch weiter distalwärts im Metatarsus *I*, der, wie dies auch für den Metacarpus *I* gilt, eine deutlich abgegliederte Nebengelenkfläche zeigt (Bardeleben).

So weit ist die Uebereinstimmung zwischen Carpus und Tarsus ohne Weiteres klar. Nun liegt aber zwischen beiden Tarsalreihen noch ein Element, das eben erwähnte Os naviculare (der menschlichen Anatomie) eingeschoben. Dieser früher als einheitlich und einem freien Centrale carpi als homolog erachtete Knochen entspricht nun allerdings einem solchen, enthält aber ausserdem, wie oben schon erwähnt, noch die Spuren des Praehallux.

In der proximalen Tarsalreihe liegen ursprünglich ebenfalls drei Knochen, nämlich ein Tibiale, Intermedium („Trigonum", Bardeleben, Albrecht) und ein Fibulare, allein nur in seltenen Fällen, wie z. B. bei allen fünfzehigen Beutelthieren, bleiben sie zeitlebens getrennt. In der Regel fliessen zwei derselben, d. h. das Tibiale und Intermedium, zu einer Masse zusammen, welche dann als Talus oder Astragalus bezeichnet wird. Dies gilt auch für den Menschen, wo sich das Intermedium in der sechsten Foetalwoche noch als besonderer Knorpel anlegt. Als Varietät bleibt es auch beim Erwachsenen ein getrennter Knochen[1]).

---

1) G. Baur betrachtet das „Intermedium tarsi" Bardelebens als einen Sesamknochen und fasst dagegen den gesammten Talus als Intermedium auf. Er findet, dass der Talus bei allen von ihm untersuchten Embryonen der Prototheria und Eutheria und ebenso auch der der Reptilien immer nur aus einem Stücke besteht. Das Tibiale tarsi erblickt er in einem, einwärts vom Naviculare liegenden Knochen, dem „tibialen Sesambein" der Nager, von Hyrax etc. G Baur will aber damit noch nicht das letzte Wort gesprochen haben und verweist auf spätere Untersuchungen.

Das Fibulare wird als Calcaneus bezeichnet. Letzterer besteht seiner Anlage nach beim Menschen aus zwei Elementen, die einem Ulnare (Triquetrum) carpi und einem Pisiforme zu entsprechen scheinen (Bardeleben).

Es ist nicht unmöglich, dass die oben vorgetragene Auffassung der Homologieen zwischen Carpus und Tarsus auf Grund späterer Arbeiten noch eine Modification erfährt. Dies ist um so wahrscheinlicher, als die Studien Bardelebens darauf hinweisen, dass der Carpus und Tarsus der Säugethiere ursprünglich aus einer viel grösseren Zahl von Elementen, nämlich aus 17 oder doch 15 bestehend zu denken ist.

So ist ausser dem oben schon erwähnten Centrale carpi von B. noch ein zweites Centrale („Triangulare") carpi bei Insectivoren und Raubthieren von Madagascar (Centetes ecaudatus, breviceps, Hemicentetes) nachgewiesen und der homologe Knochen auch bei Cryptoprocta ferox im Tarsus aufgefunden worden. Ja es existirt sogar noch als getrenntes Stück bei zweimonatlichen, menschlichen Embryonen. Im menschlichen Carpus entspricht der sogenannte Kopf des Os capitatum jenem „Triangulare" und alles weist darauf hin, dass in embryonaler Zeit eine Trennung zwischen „Kopf" und „Körper" existirt; ja letzterer scheint noch einmal in zwei Stücke zu zerfallen.

Was das Lunatum (Intermedium) und Ulnare (Triquetrum) des menschlichen Carpus betrifft, so soll jeder dieser Knochen, wie ich dies früher schon für das Hamatum angegeben habe, wieder in zwei, ja das Triquetrum vielleicht sogar in drei Abschnitte zerfallen. Letzteres ist übrigens entwicklungsgeschichtlich nicht zu begründen.

So scheint sich also auf diesem Gebiet der Osteologie eine vollständige Umwälzung zu vollziehen, und wenn einmal der Stoff gründlich durchgearbeitet und Alles ausgeschieden sein wird, was auf einem vielleicht erst secundär erfolgenden Abspaltungsprocess beruht, so darf man neuen wichtigen Aufschlüssen über die Phylogenese der Säugethiere entgegensehen und die Lehre vom Carpus und Tarsus wird eine ganz neue Gestalt gewinnen.

Aus diesem Grunde sehe ich auch von der Aufstellung einer Tabelle über die Homologieen von Carpus und Tarsus ab, da Alles oder doch Vieles darin noch hypothetisch erscheinen und jeden Tag einer Aenderung beziehungsweise einer Verbesserung gewärtig sein müsste.

Der oben erwähnten glänzenden Entdeckung des Os centrale im menschlichen Carpus würdig zur Seite steht das, namentlich von amerikanischer Seite (Marsh) beigebrachte wichtige Material für die Stammesgeschichte der Hufthiere, der **Ungulaten**. Diese zerfallen bekanntlich in zwei grosse Abtheilungen, die Artiodactyli und Perissodactyli. Ersteres sind die Zweihufer, bei welchen der dritte und vierte Finger praevalirt und den Boden erreicht (Fig. 192 *A—F*), während bei den letzteren, den Einhufern, nur einer, nämlich der dritte Finger, jene Beziehungen eingeht (Fig. 191, 1—6).

Es lässt sich nun durch eine grosse Reihe (30) tertiärer Zwischenformen beweisen, dass alle Hufthiere von einer und derselben pentadactylen Urform abstammen, jedoch waren Zweihufer und Einhufer in der ältesten Tertiärzeit bereits scharf differenzirt, so dass man die gemeinsame Stammform in der Kreide suchen muss und von dieser haben sich wahrscheinlich auch die Rüsselthiere abgezweigt.

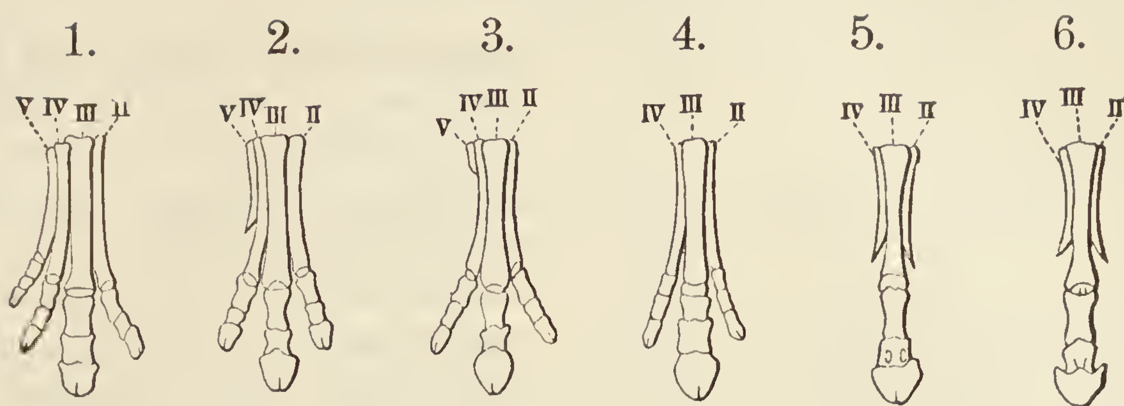


Fig. 191. Vorderfuss der Stammformen des Pferdes. 1. Orohippus (Eocaen), 2. Mesohippus (oberes Eocaen), 3. Miohippus (Miocaen), 4. Protohippus (oberes Pliocaen), 5. Pliohippus (oberstes Pliocaen), 6. Equus. *II—V* Zweiter bis fünfter Finger.

Die älteste bekannte Stammform des Pferdes, das Eohippus, wurde im unteren Eocaen Nordamerikas gefunden. Es besass vier wohl entwickelte Finger und das Rudiment eines fünften, des Daumens. Letzterer ist bei der nächsten Stufe, bei dem ebenfalls dem Eocaen angehörigen Orohippus und Epihippus schon verschwunden, während die vier übrigen Finger persistiren.

Alle diese drei Thiere, deren Entwicklungsstufe etwa das Palaeotherium der alten Welt entspricht, waren ungefähr von Fuchsgrösse, während das im oberen Eocaen auftretende Mesohippus schon Schafgrösse besass. Hier finden sich nur noch drei Finger gut ausgebildet und vom vierten ist nur noch ein Rudiment vorhanden, welches bei der nächst jüngeren Form, dem aus dem Miocaen stammenden Miohippus, noch kleiner wird. Das Miohippus erinnert an das Anchitherium der alten Welt. Bei dem pliocaenen Protohippus ist auch jener letzte Rest vollends verschwunden und nur drei Finger persistiren. Dieses Thier, welches dem europäischen Hipparion entspricht, war etwa von Eselsgrösse. Ebenfalls dem Pliocaen angehörig ist das Pliohippus, bei welchem der zweite und vierte Finger äusserst rudimentär und nur noch der dritte bedeutend entwickelt erscheint. Damit ist schon der Typus des heutigen Pferdes erreicht.

Eine ähnliche Reihe liesse sich auch für die Zweihufer von Hyopoternus und Anoplotherium an, welch' letzteres wahrscheinlich der Stammvater der heutigen Wiederkäuer ist, aufstellen, doch würde uns dieses zu weit führen und ich beschränke mich darauf, auf die Fig. 192 zu verweisen, welche das Handskelet vom Schwein, von Hyomoschus, Tragulus, Rehbock, Schaf und Kameel veranschaulicht.

Bei Wiederkäuern (Fig. 192, *D—F*) kommt es zur Verschmelzung des dritten und vierten Metacarpus und man ersieht aus der Fig. 192, wie Schweine und Wiederkäuer durch eine fortlaufende Entwicklungsreihe verbunden sind.

Was ich so für die vordere Extremität der Hufthiere durchgeführt habe, gilt im Wesentlichen auch für die hintere, nur dass hier die Reduction gewöhnlich schneller erfolgt; so besitzt z. B. das Eohippus, bei dem wir vier Finger, ja sogar noch das Rudiment eines fünften getroffen haben, hinten nur drei Zehen u. s. w. Von höchstem Interesse ist es, dass auch bei unsern heutigen Pferden zuweilen noch eine grössere Zahl von mit Hufen versehenen Fingern und Zehen, nämlich ausser dem dritten noch ein zweiter und vierter auftritt. Es ist dieses als ein Rückschlag zum Hipparion zu deuten (Marsh). Jene allmälig vor sich gehende

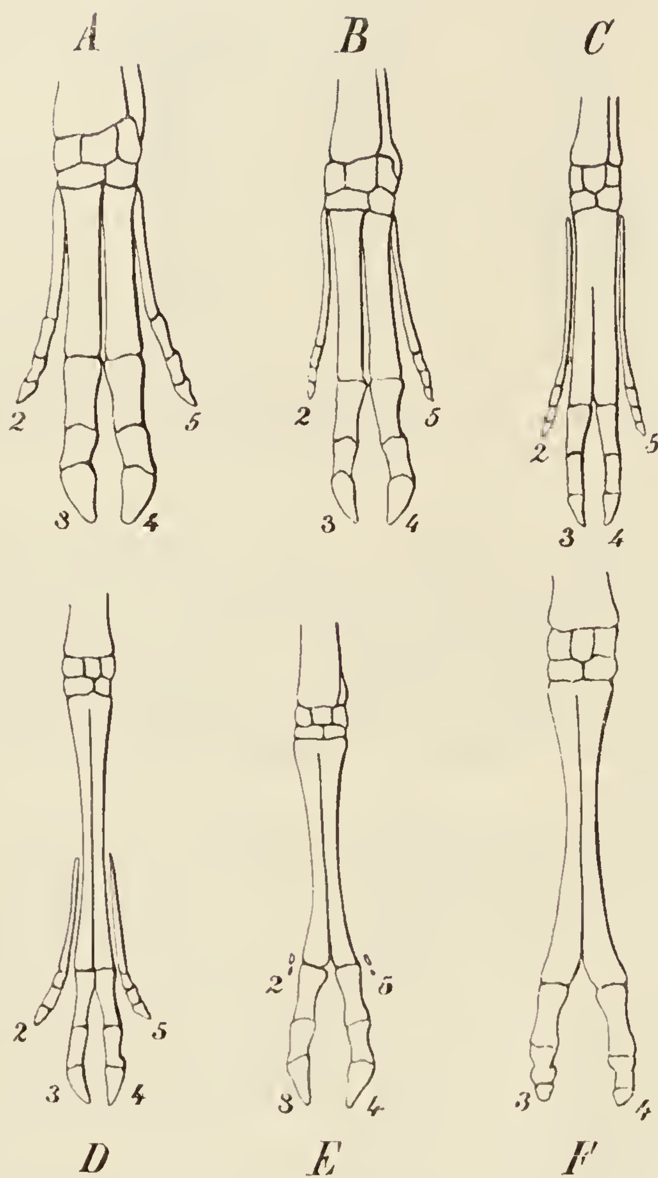


Fig. 192. *A* Vorderfuss vom Schwein, *B* vom Hyomoschus, *C* von Tragulus, *D* vom Rehbock, *E* vom Schaf, *F* vom Kameel. 2—5, Zweiter bis fünfter Finger. — Nach Garrod; aus Bells Grundriss der vergl. Anatomie.

Reduction der Finger und Zehen des Pferdes ist vielleicht begründet in einer Veränderung der Unterlage, der Bodenbeschaffenheit, oder was wahrscheinlicher ist, liegt sie im Interesse der rascheren Fortbewegung des Thieres (je weniger Berührungsfläche mit dem Boden, desto weniger Reibung und desto raschere Abwicklung).

Was den Carpus der Hufthiere anbelangt, so entbehrt er stets eines Centrale, ebenso fehlt auch, dem Mangel des ersten Fingers entsprechend, das Carpale 1. Die übrigen Stücke, ja sogar ein Pisiforme (wenigstens bei Zweihufern) sind alle vorhanden, doch kann es zum Zusammenfluss von Carpale 2 (Trapezoides) und Carpale 3 (Capitatum) kommen, so z. B. bei allen Wiederkäuern mit Ausnahme des Kameels. Bei Cetaceen, wo die Extremität wieder zur Ruderform herabgesunken ist, kommt es zu einer starken Reduction der Carpalknochen und auch ihnen, sowie den Volitantia, Carnivoren, Marsupialia, Edentaten und Monotremen fehlt im erwachsenen Zustand ein Os centrale.

Auf die verschiedenen, zu der Lebensweise in engster Beziehung stehenden Modificationen der vorderen Extremität kann hier nicht näher eingegangen werden und ich erinnere nur an die ausserordentliche Verlängerung der Phalangen bei Fledermäusen, an die grabenden Extremitäten des Maulwurfs und der Monotremen, ferner an die Oppositionsfähigkeit des Daumens etc. etc. Alles dieses erklärt sich von selbst, wenn man erwägt, dass ein so exponirter Apparat, wie die vordere Extremität, im Kampfe um's Dasein den ersten Vorstoss zu machen hat, so dass die ihn umgebenden, äusseren Einflüsse in allerstärkster Weise modificirend wirken müssen.

Was noch einmal die hintere Extremität betrifft, so spielt auch bei den Säugern die Fibula der Tibia gegenüber eine nur untergeordnete Rolle und der Oberschenkel ist häufig kürzer als der Unterschenkel.

Die vor dem Kniegelenk liegende Patella oder Kniescheibe kommt schon bei gewissen Sauriern, z. B. bei Varanus, und auch bei Vögeln, jedoch hier schon in weitester Verbreitung vor. Mächtig entwickelt ist sie z. B. bei den Pinguinen. Unter den Säugern fehlt sie nur den Cetaceen, Sirenen, den Chiropteren und einigen Marsupialiern. Ueberall, wo sie auftritt, steht sie ausser allem genetischen Zusammenhang mit den Ober- und Unterschenkelknochen, ist also nicht, wie man früher annahm, mit dem Olecranon der Ulna zu

homologisiren. Sie ist vielmehr ein ächter Sesamknochen, welcher durch die Reibung zwischen der Sehne des M. quadriceps femoris und der Kniegelenkkapsel entstanden zu denken ist.

Zusammenfassung der im vorigen Capitel über die Extremitäten gewonnenen Resultate.

Zwei Auffassungen bezüglich der Phylogenese der Gliedmaassen stehen sich schroff gegenüber. Die eine erblickt in ihnen Derivate des Visceralskelets, die andere führt sie auf ursprünglich metamerisch angeordnete Körperanhänge zurück, welche durch die aussprossende dorsale Somitenmuskulatur dargestellt werden. Die im Innern entstehenden Skelettheile haben ab origine mit dem Rumpfskelet nichts zu schaffen und die später etwa auftretenden Beziehungen zwischen beiden sind stets als secundär erworben zu betrachten.

Die Brust- und Bauchflosse der Knorpelfische besteht aus zahlreichen, mosaikartig angeordneten Einzelstückchen, die straff, d. h. ohne Gelenkbildung, unter einander verbunden sind, so dass die ganze Flosse nur einen einarmigen Hebel, eine Art von Ruder vorstellt. Dies gilt für die paarigen Flossen aller Fische, wie man alle auch in morphologischer Beziehung von einem einheitlichen, bei Selachiern gewonnenen Gesichtspunkt aus zu beurtheilen hat. Die bei Ganoiden und Knochenfischen sich ergebenden Unterschiede sind den Elasmobranchiern gegenüber in gewissen Punkten als Rückbildungen, in manchen aber auch vielleicht als primitivere Zustände zu betrachten.

Ob die biseriale Flosse der Dipnoër und speciell diejenige von Ceratodus als die Urform zu gelten hat, von welcher dann auch bei der Beurtheilung der Selachierflosse auszugehen wäre, lässt sich bis jetzt nicht sicher erweisen und es wird ein solcher Beweis ohne genügende Kenntniss der entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse auch nicht zu erbringen sein.

Wie sich nun einerseits von den Selachiern an durch die Ganoiden- und Teleostier-Reihe hindurch ein einheitlicher, den paarigen Flossen zu Grunde liegender Bauplan nicht verkennen lässt, so gilt dasselbe auch andrerseits für alle übrigen Vertebraten von den Amphibien angefangen bis zum Menschen. Wo liegen aber die verbindenden Formen zwischen den beiden Grundtypen, wo also zeigt sich die erste Spur der Extremität eines terrestrischen Thieres oder auch eines Fischmolches in einer Zwischenstufe angedeutet? — Darauf fehlt uns vorderhand jegliche sichere Auskunft und wir werden uns auch trotz allen Anstrengungen, solche Zwischenformen zu reconstruiren, so lange nicht vom Boden der nackten Hypothese erheben können, bis durch palaeontologische Forschungen jene grosse Lücke ausgefüllt und das erste Uramphibium zu Tage gefördert sein wird.

Was man allein mit Sicherheit behaupten kann, ist das, dass mit dem ältesten bis jetzt bekannten Molch aus den palaeozoischen Schichten der Sprung zu dem heutigen Gliedmaassentypus der terrestrischen Wirbelthiere schon gemacht erscheint. Hier wie dort begegnen uns im Oberarm und Oberschenkel je ein, im Unterarm und Unterschenkel je zwei Skeletstücke, und daran schliesst sich der Complex der Carpal- und Tarsalelemente mit den Fingern und Zehen. Hier wie dort ist das einarmige mit dem mehrarmigen Hebelsystem dadurch vertauscht,

dass die einzelnen Skeletstücke der Flosse sich von einander gelöst und mit einander eine Gelenkverbindung eingegangen haben.

C. Myologie.

Die Muskeln, oder wie der vulgäre Ausdruck lautet, das Fleisch entstammt, wie wir aus der Entwicklungsgeschichte wissen, dem mittleren Keimblatt, dem Mesoderm.

Wie alle thierischen Gewebe, entstehen ihre Bauelemente als Differenzirungen der ursprünglich indifferenten Embryonalzellen und zwar resultirt daraus eine doppelte Form, die man mit dem Namen der **glatten** und **quergestreiften Muskelzelle** resp. **Muskelfaser** bezeichnet. Eine jede solche Faser componirt sich aus Primitivfibrillen, wenn diese auch zum Theil, zumal bei glatten Fasern, erst durch Reagentien zur Anschauung gebracht werden können. In diesen Primitivfibrillen, deren Verkürzung jedoch nicht in ihrer eigenen, sondern in einer der Muskelfaser parallelen Längsrichtung erfolgt, ist der Sitz der Contractilität zu suchen (Engelmann). Sie repräsentiren somit die eigentliche contractile Substanz und zwar kann man sich die quergestreifte Muskelfibrille phylogenetisch durch Differenzirung ursprünglich glatter Fibrillen hervorgegangen denken.

In physiologischer Beziehung lässt sich im Allgemeinen der Satz aufstellen: die glatte Muskelfaser contrahirt sich allmälig, die quergestreifte zuckt, dort also ganz allmälige, hier dagegen blitzschnelle Reaction auf einen einwirkenden Reiz.

Während die glatten oder organischen Muskelfasern bei Wirbelthieren vorwiegend an die Eingeweide, die Haut und die Gefässe gebunden und dem Willen nicht unterworfen sind, findet die, fast ausnahmslos dem Willen unterworfene, quergestreifte oder animale Muskulatur ihre vornehmliche Verwendung beim Aufbau der Körperwände und des Bewegungsapparates [1]).

Im vorliegenden Capitel haben wir es ausschliesslich mit letzterer zu schaffen und wollen dafür folgende Grundregeln feststellen.

An jedem Muskel in seiner einfachsten Form unterscheidet man einen Kopf oder einen Ursprung (Origo), einen Bauch (Venter) und einen Schwanz oder Ansatz (Insertio). Vom physiologischen Standpunkte, der übrigens für die morphologische Beurtheilung der Muskulatur ganz irrelevant ist, kann man den Ursprung auch als Pars fixa und den zu dem zu bewegenden Körpertheil hintretenden Abschnitt auch als Pars mobilis bezeichnen.

---

1) Nach den Untersuchungen von Grützner, Ranvier, Kronecker und Stirling lassen sich die quergestreiften Muskeln aller darauf bis jetzt untersuchter Wirbelthiere in zwei histologisch und physiologisch verschiedene Kategorieen bringen. In die eine gehören weissliche, resp. schwachröthliche, kernarme, in die andere dunkelrothe, an Hämoglobin und Kernen reiche Muskeln. Die weissen contrahiren sich schnell, die rothen langsam; zugleich ermüden die weissen ungleich schneller, als die rothen. In jedem darauf hin genauer untersuchten Muskel finden sich beiderlei Arten gemischt, wie dies z. B. in exquisiter Weise für den Triceps humeri des Kaninchens gilt, allein die Mischung ist keine regellose, sondern eine ganz gesetzmässige. Gewisse Muskeln enthalten mehr von der einen, andere wieder mehr von der andern Art und dadurch wird ihre Leistungsfähigkeit, sowohl nach Kraft als nach Ausdauer, in bestimmter Weise beeinflusst. Die rothen Muskeln scheinen dauernd in einem gewissen Tonus zu sein, die weissen nicht.

Die Muskeln des Stammes sind gewöhnlich platt, diejenigen der Extremität meist cylindrisch und prismatisch. Als besonderen Muskel betrachtet man die Summe der Bündel, welche gemeinschaftlich an einer Sehne entspringen und ebenso an einer Sehne endigen. Das Verhältniss des Muskels zur Sehne kann ein sehr wechselndes sein; so kann z. B. eine Sehne nach zwei entgegengesetzten Seiten Muskelfasern abgeben oder fliessen die von mehreren Sehnen entspringenden Muskelmassen in einen gemeinschaftlichen Muskelbauch zusammen, oder endlich kann eine Sehne sich in mehrere theilen und so die Beurtheilung der Muskeleinheit oder -Mehrheit sehr erschweren. (Mehrköpfige, einfach — doppelt gefiederte — vielspaltige, säge- und terrassenförmige Muskeln.)

Sämmtliche Muskeln werden von fibrösen Scheiden, sogenannten Fascien umgeben und sind dadurch sowohl unter sich (Ligamenta intermuscularia) als mit dem Integument und dem Skelet mehr oder weniger fest verbunden. Alle diese Fascien sind in Folge dessen gewissermaassen als Fortsetzungen einerseits des Skeletes, andrerseits der Muskeln zu betrachten; sie sind mehr oder weniger Producte der Muskeln selbst, nicht nur Umhüllungen, sondern Aponeurosen und Sehnen. Sie vertreten Muskeln und sie vertreten Knochen, sie können aus Muskeln durch Reduction entstehen und sie können wiederum ihrerseits zu Knochen werden. Man kann die Fascien nicht nur räumlich, sondern auch zeitlich (phylogenetisch) und histologisch als Binde- und Zwischenglieder zwischen Knochen und Muskeln hinstellen (K. Bardeleben).

An den verschiedensten Stellen, wo es sich um eine bedeutende Reibung handelt, kann in dem Muskel oder seiner Sehne eine Verknöcherung (Sesambein) auftreten.

Von den niederen zu den höheren Wirbelthieren emporsteigend, lässt sich nachweisen, dass die Muskelendigung an den Extremitäten successive proximalwärts rückt. Die ganzen Muskeln oder doch das eigentliche Muskelfleisch zieht sich höher hinauf, der distale Theil wird zur Fascie, die an immer mehr proximalen Knochenpunkten ihre Hauptbefestigung findet. Die Sehnen und Aponeurosen der Muskeln werden so phylogenetisch allmälig länger und länger, ein Vorgang, der wohl mit der ontogenetischen, ja vielleicht mit der mechanischen Verlängerung (Dehnung) in Parallele gesetzt, wenn nicht durch letztere erklärt werden kann. Die Muskeln verkürzen sich somit nicht nur physiologisch, sondern auch anatomisch und zwar onto- wie phylogenetisch und es scheint, als ob die absolute Körpergrösse von Bedeutung bei diesem Vorgange sei.

Man kann nämlich im Allgemeinen constatiren, dass grössere Thiere relativ kürzere (besonders Extremitäten-) Muskeln, dafür aber längere Aponeurosen und Fascien besitzen, als kleinere (K. Bardeleben).

Die Neubildung, Entstehung mehrerer selbständig zu nennender Muskeln aus einem gegebenen Substrat, kann auf folgende verschiedene Weise vor sich gehen: erstens, durch Theilung des ursprünglichen Muskels in einen proximalen und distalen Abschnitt (Auftreten einer Zwischensehne), zweitens, durch Spaltung einer Muskelmasse in Schichten, drittens, durch Spaltung der Muskeln der Länge nach, viertens, durch Verwachsung zweier früher einmal getrennter und gemäss der Innervation nicht zusammengehöriger Muskeln. Durch letzteren Vorgang wird die Gesammtzahl der Muskeln natürlich vermindert (Gadow).

Durch Aenderung seines Ursprunges und seiner Insertion kann ein Muskel nach Gestalt und Lage sehr bedeutende Veränderungen und Umwandlungen erfahren. Ist die Wirkung eines Muskels unnöthig geworden, so trägt er entweder mit seinem Rest zur Verstärkung eines benachbarten Muskels bei oder verschwindet spurlos (Gadow).

In embryonaler Zeit sind die einzelnen Muskelgruppen, wie z. B. der hohe und tiefe Fingerbeuger des Armes oder die einzelnen Kaumuskeln noch nicht von einander geschieden, sondern stellen noch ein einheitliches (mesodermales) Blastem vor, dessen Zerklüftung durch einwachsende, bindegewebige Scheidewände erst in späterer Entwicklungsperiode erfolgt. Erst dann differenziren sich die einzelnen Muskel-Individuen und diese individualisiren sich noch stärker beim allmäligen Gebrauch, also in der postembryonalen Zeit. Dabei verschwinden gewisse Muskelanlagen schon wieder in embryonaler Zeit und ebenso finden Lageverschiebungen statt.

In welch' engem Connex Muskeln und Knochen, die activen und passiven Bewegungsorgane des Körpers, zu einander stehen, habe ich auch früher schon hervorgehoben, als ich die Muskulatur resp. den Muskelzug das „formative Princip" des Skeletes nannte. Beide stehen der Art in Wechselbeziehung zu einander, dass eine reiche Entfaltung und Differenzirung des einen ohne eine solche des andern nicht denkbar ist, und andrerseits wird man stets von einfachen Skeletverhältnissen auch auf eine einfache, mehr oder weniger einheitlich angeordnete Muskulatur schliessen dürfen. Einen derartigen einheitlichen Character finden wir z. B. bei Amphioxus und den Cylostomen am reinsten ausgeprägt. Dies hat seinen Grund erstens in der embryonalen Organisationsstufe des Skeletes und zweitens in dem Mangel paariger Gliedmaassen. Nur im Bereich des Kopfes, wie namentlich am Kiemenkorb, treten einzelne Muskelgruppen in direkte Beziehungen zu Skelettheilen und gehen dementsprechend gewisse Differenzirungen ein.

Letztere werden, je weiter wir in der Thierreihe emporsteigen, immer zahlreicher und mannigfaltiger, doch dehnen sie sich nie auf sämmtliche Muskeln des Körpers aus, indem stets ein, wenn auch zuweilen kleiner Theil seine Selbständigkeit bewahrt und das repräsentirt, was man mit **Hautmuskulatur** bezeichnet.

I. Hautmuskulatur.

Bei Fischen sind eigentliche, reine Hautmuskeln nur spärlich vertreten, so z. B. im Bereich des Kiemenkorbes des Selachier, Fig. 194, wo sie als Compressoren desselben zu wirken im Stande sind, ferner längs der Seitenlinie und des Rückens der Teleostier. An letzterem Punkt trifft man sie z. B. bei Muraenoiden.

Bei Amphibien und Reptilien finden sie sich im Bereich der ventralen Partie des Seitenrumpfmuskels (Salamanderlarven), des äusseren Nasenloches, in der Regio coccygea und der hinteren Circumferenz des Oberschenkels der Anuren.

Bei Gymnophionen wie bei Reptilien befestigen sich zahlreiche Hautmuskeln an die Schienen resp. Schuppen und stehen so, indem sie namentlich in der Bauchgegend stark entwickelt sind, zur Locomotion in wichtiger Beziehung. Ihre Homologa sind die in und unter der Haut der Vögel reichlich vorkommenden und namentlich am Kopf,

Hals und Bauch auftretenden Aufrichter der Federn (Arrectores pili). Andere Hautmuskeln der Vögel, der sogenannte M. patagii major und minor, entspringen vom Skelet und gehen als Spanner zur Flughaut.

Eine ungleich reichere Entfaltung erfährt die Hautmuskulatur bei den Säugethieren und daraus geht hervor, dass hier von einer direkten Ableitung derselben von dem Hautmuskelschlauch der Würmer und Mollusken keine Rede sein kann, sondern dass sie phylogenetisch durch einen Differenzirungsprocess aus der Skeletmuskulatur herausentwickelt zu denken ist. Sie breitet sich bei Säugethieren (Echidna, Dasypus, Pinnipedier (z. B. Otaria jubata) Erinaceus), wo sie stattich entwickelt ist, schild- oder auch kuppelförmig auf dem Rücken aus und geht von hier auf Kopf, Hals und Flanken über. An letzterer Stelle finden wir sie auch beim Hund und Pferd stattlich entwickelt und da und dort greifen die Hautmuskeln auch auf die Extremitäten über.

Beim Menschen findet sich davon noch ein schwacher Rest in Form des über die seitliche Halsgegend, sowie über einen Theil des Gesichtes und der Brust sich erstreckenden Platysma myoides s. M. subcutaneus colli. Dieser Muskel, von dem bei Besprechung der mimischen Muskulatur weiter die Rede sein wird, steht unter der Herrschaft des N. facialis und unterliegt ausserordentlichen Schwankungen nach Grösse und Dicke; er entspringt nicht, wie man gewöhnlich annimmt, im subcutanen Bindegewebe oder von der Fascie des Pectoralis major, sondern von der Haut selbst (Welcker).

Alle diese aufgeführten Hautmuskeln besitzen quergestreifte Elemente und die allenthalben im Corium, namentlich in dem des Scrotums (Dartos) vorkommenden, glatten Muskeln haben damit nichts zu schaffen, sondern gehören einzig und allein zum Integument, das sie auf gewisse Reize in Contraction zu versetzen vermögen (Gänsehaut).

II. Muskulatur des Skeletes.

Muskeln des Stammes.

Darunter versteht man sämmtliche Muskeln des Körpers, welche nach Entfernung der zu den Extremitäten in Beziehung stehenden Muskeln übrig bleiben. Sie entstehen aus den Urwirbeln, d. h. aus der Stammzone des Embryos und lassen sich, namentlich bei höheren Typen, wieder in besondere Gruppen bringen, nämlich in eine **craniale** resp. **viscerale,** eine **ventrale** und **dorsale Gruppe.**

Abgesehen von der ersten Gruppe, welche, wie wir oben gesehen haben, schon bei den niedersten Fischen eine Sonderstellung einnimmt, bilden die beiden andern bei Fischen und niederen Amphibien noch einen einheitlichen Complex und Alles weist darauf hin, dass auch die cranio-viscerale Muskulatur, also die Muskulatur des Kopfes im Zusammenhang mit der Entstehung des Visceral-Skeletes aus jenem einheitlichen System hervorgegangen ist, welches man bei Fischen als **Seitenrumpfmuskel (M. lateralis)** bezeichnet.

Derselbe besteht in seiner einfachsten Form auf jeder Seite des Körpers aus je zwei Hälften, einer dorsalen und einer ventralen (Fig. 193 *D*, *V*). Erstere reicht nach vorne bis zum Hinterhaupt, letztere bis zum Schultergürtel, beziehungsweise bis zum Unterkiefer. Beide stossen in der Seiten- sowie in der ventralen und dorsalen Mittellinie zusam-

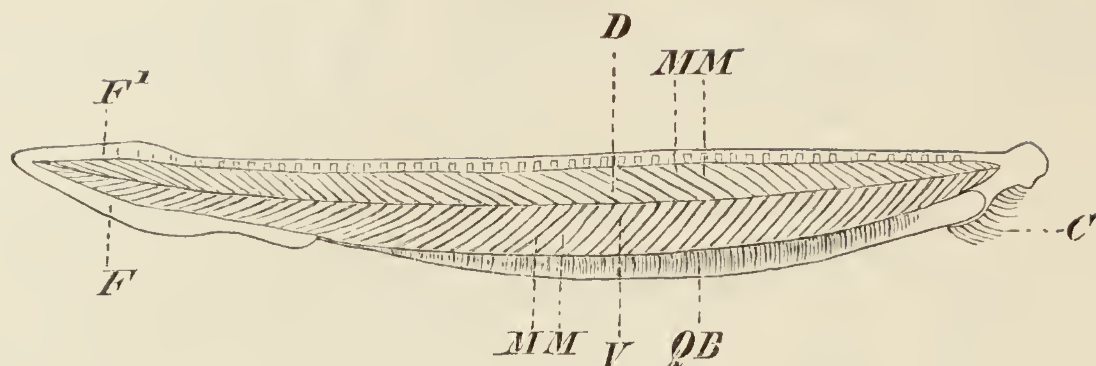


Fig. 193. Seitenmuskulatur des Amphioxus. *D* dorsale, *V* ventrale Hälfte, *MM* die einzelnen Myomeren, *QB* Quere Bauchmuskulatur, *C* Cirrhi, *FF*[1] Schwanzflosse.

men und jede besteht aus einer grossen Zahl von Bindegewebe (**Mycommata**) umrahmter Muskelportionen (**Myomeren** oder **Somiten**), welche eine segmentale Anordnung zeigen und sich unter allmäliger Verschmälerung bis zum Schwanzende erstrecken (Fig. 193, 194). Dieser ursprünglich metamere Charakter der Rumpfmuskulatur bildet ein charakteristisches Merkmal aller Wirbelthiere und steht mit der Segmentirung des Achsenskeletes und der Spinalnerven der Art in correspondirendem Verhältniss, dass je ein Myomer in der Regel je einem Wirbel und einem Paar Spinalnerven entspricht.

Fische und Dipnoër.

Es sollen hier zunächst die Selachier, Ganoiden, Teleostier und Dipnoër, und später erst, ihres in mancher Beziehung ab-

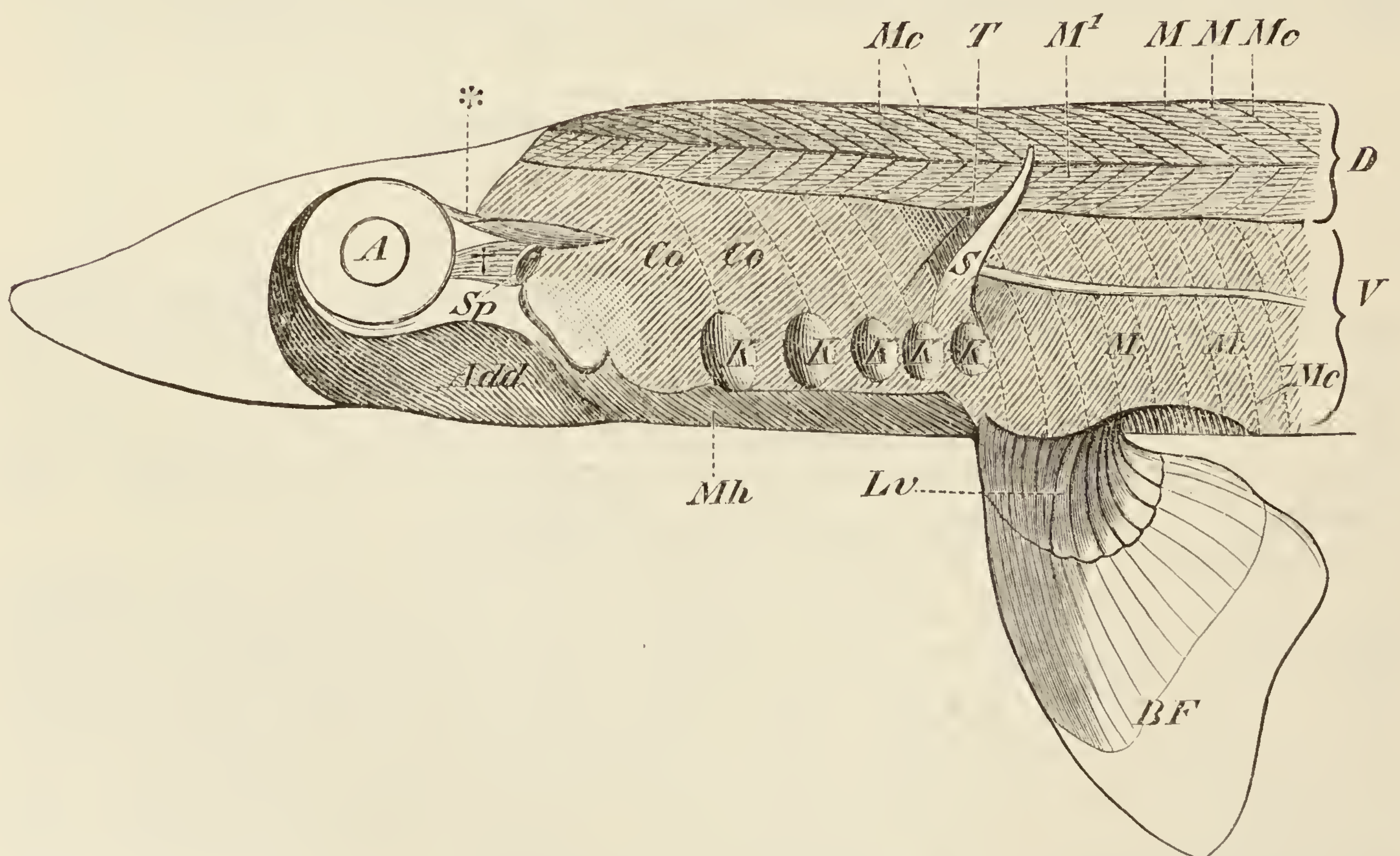


Fig. 194. Kopf- und Seitenrumpfmuskulatur eines Selachiers. *D* dorsale, *V* ventrale Hälfte der letzteren. Die dorsale zerfällt noch einmal in obere und mehr seitlich liegende Myomeren (*M* und *M*[1]), *Mc* Myocommata, *Co*, *Co* Constrictor superficialis des Kopfes, beziehungsweise des Kiemenkorbes, *Mh* ventrale Portion desselben (Musc. mylohyoideus), *Add* Adductor mandibulae, *Sp* Spritzloch mit zwei zugehörigen Muskeln † und *, *A* Auge, *S* Oberes Ende des Schulterbogens, an welches sich von vorne her der M. trapezius (*T*) ansetzt, *KKK* die fünf Kiemenöffnungen, *BF* Brustflosse mit ihrem Levator *Lv*.

weichenden Verhaltens wegen, Amphioxus und die Cyclostomen besprochen werden.

Im Allgemeinen begegnet man bei der erstgenannten Gruppe in der Anordnung des Seitenrumpfmuskels einem sehr primitiven Verhalten, allein an der ventralen Körperseite machen sich doch schon Spuren einer Differenzirung bemerklich, so dass man theils nur in embryonaler Zeit, theils beständig rechts und links von der Mittellinie in der Längsachse des Körpers verlaufende Muskelzüge, als Vorläufer eines M. rectus abdominis, unterscheiden kann.

Die von der Wirbelsäule entspringenden Myocommata, welche bei Teleostiern, Ganoiden und Dipnoërn durch die Einlagerung von Rippen bedeutend an Festigkeit gewonnen haben, setzen sich mit der, namentlich bei Selachiern und Dipnoërn kräftig entwickelten, superficiellen Fascie in Verbindung. Zwischen je zwei Myocommata, theils von ihnen entspringend, theils sich an ihnen inserirend, liegen die Muskelfasern und insofern kann, abgesehen von den Rippen, ihre Anheftung an das Skelet nur als eine mittelbare bezeichnet werden. Da nun der Lauf jener Myocommata anfangs eben, später aber ein in der Art gekrümmter ist, dass sie aussen auf der freien Körperfläche entweder eine wellige oder eine Zickzack-Zeichnung (Fig. 194, *Mc*) zu Stande bringen, so wird man auch verstehen können, dass sie auf dem Querschnitt eine concentrische Anordnung besitzen müssen. Muskelkegel steckt in Muskelkegel und zwar treten entweder vollständige Kegelsysteme auf oder, wie an der ventralen und dorsalen Circumferenz des Querschnittes, nur Kegelstücke (Fig. 195 *MK*, *MK*^{1}).

Am schönsten sieht man dies auf Querschnitten des Schwanzes, wo sich, des Mangels einer Rumpfhöhle wegen, die ventrale und dorsale Hälfte vollkommen gleich verhalten. Dabei begegnet man einer sehr wechselnden Zahl von Kegelsystemen, entweder nur vieren oder wie bei Selachiern, Ganoiden und Siluroiden, sechs bis acht. Stets zeigt sich die linke und rechte Hälfte durch eine von den oberen und unteren Dornfortsätzen zur Haut laufende, fibröse Platte, von welcher die Kegelsysteme entspringen, geschieden (Fig. 195, *S*, *S*^{1}).

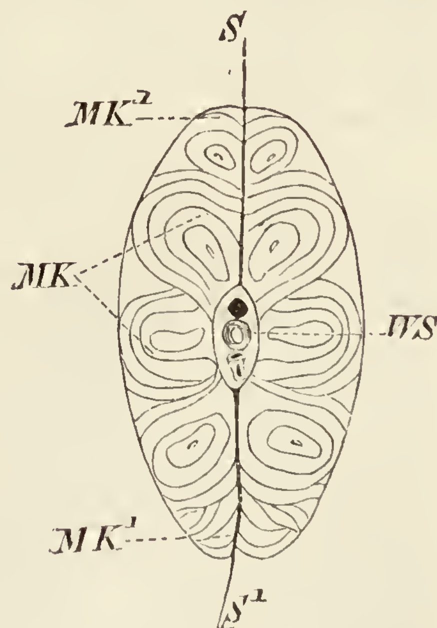


Fig. 195. Querschnitt durch den Schwanz von Heptanchus. *WS* Wirbelsäule, von welcher das fibröse Septum *S* und *S*^{1} in dorsaler und ventraler Richtung abgeht. *MK* Muskelkegel, *MK*^{1} Kegelstücke.

Im Bereich des Rumpfes tritt in Folge der hier vorhandenen Leibeshöhle eine Verwerfung der ventralen Kegelsysteme ein, während die des dorsalen Abschnittes der Seitenrumpfmuskulatur vom Becken bis zum Hinterhaupt in ungestörter Weise fortbestehen. Hier bleibt die Richtung der Muskelfasern eine rein horizontale, am ventralen Abschnitt dagegen geht sie bei Selachiern und Ganoiden in eine schiefe, von hinten und oben nach vorne und abwärts schauende über (Fig. 196, *M*, *M*^{1}).

Darin ist einerseits eine entfernte Aehnlichkeit mit dem Obliquus externus der Myxinoiden, andrerseits eine Anbahnung jenes Verhaltens zu erblicken, wie es uns von den Amphibien an im Obliquus abdominis externus der höheren Vertebraten entgegentritt. Am relativ selbständigsten zeigt sich dieses schiefe Fasersystem bei den Knorpel-

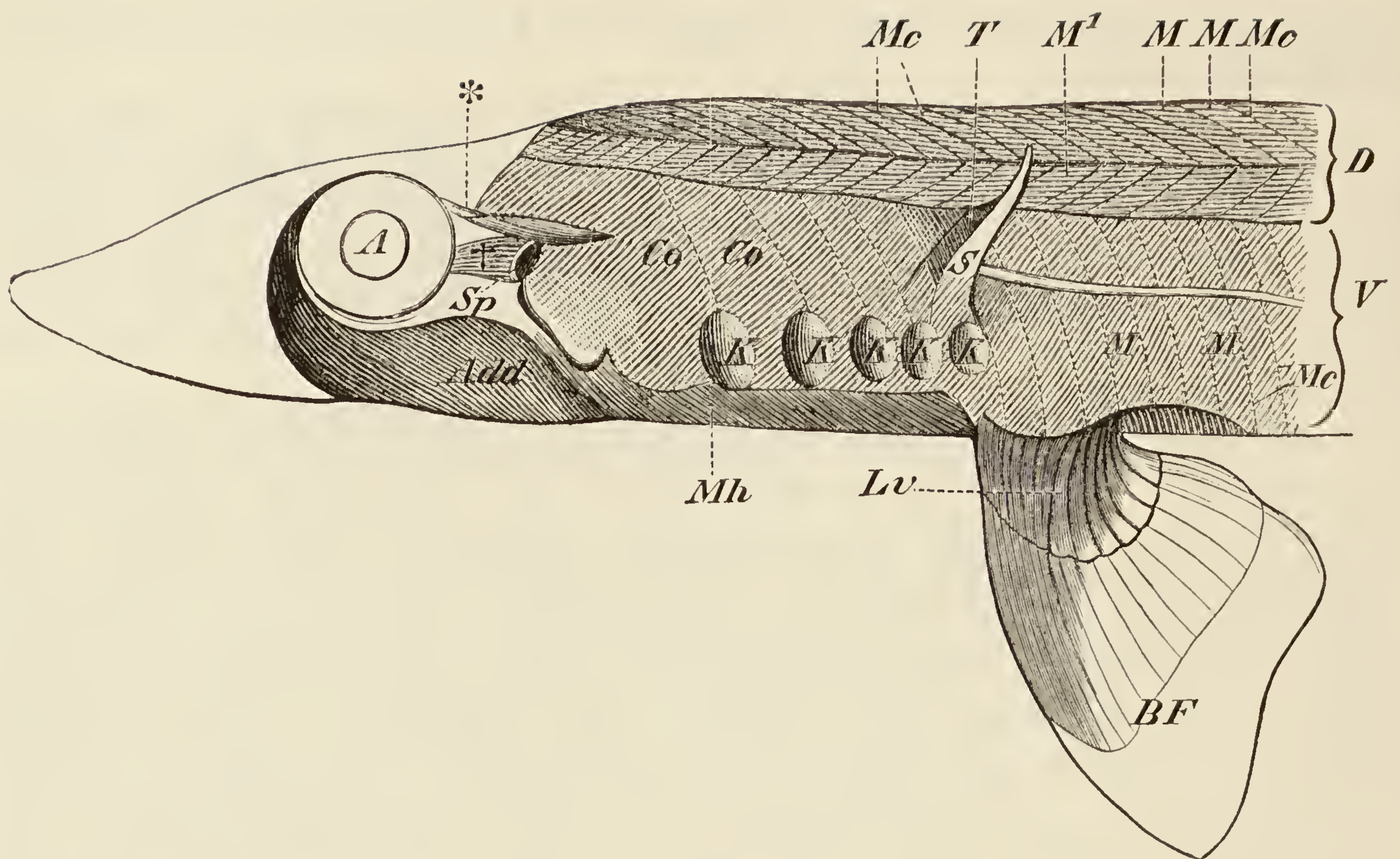


Fig. 196. Kopf- und Seitenrumpfmuskulatur eines Selachiers. *D* dorsale, *V* ventrale Hälfte der letzteren. Die dorsale zerfällt noch einmal in obere und mehr seitlich liegende Myomeren (*M* und *M*¹), *Mc* Myocommata, *Co*, *Co* Constrictor superficialis des Kopfes, beziehungsweise des Kiemenkorbes, *Mh* ventrale Portion desselben (Musc. mylohyoideus), *Add* Adductor mandibulae, *Sp* Spritzloch mit zwei zugehörigen Muskeln † und *, *A* Auge, *S* Oberes Ende des Schulterbogens, an welches sich von vorne her der M. trapezius (*T*) ansetzt, *KKK* die fünf Kiemenöffnungen, *BF* Brustflosse mit ihrem Levator *Lv*.

ganoiden, insofern hier die Segmentirung gegen den Schulterbogen zu immer spärlicher wird und auf eine längere oder kürzere Strecke gänzlich aufhört; ferner entspringt hier dieses Muskelstratum nicht mehr allein von den mit den Rippen theilweise in Verbindung stehenden Myocommata, sondern zum grossen Theil, wie bei Myxinoiden und Amphibien, von der oberflächlichen Körperfascie, sowie von der Aussenfläche der Rippen.

Noch weiter gediehen ist dieses Verhältniss bei den Dipnoërn, bei denen sich z. Th. (Protopterus) an der ventralen Hälfte des M. lateralis sogar zwei Schichten, eine hohe und eine tiefere, unterscheiden lassen. Sie entsprechen ihrer Faserrichtung nach einem Obliquus abdominis externus und internus der Urodelen. Die Myocommata bilden nicht mehr jene Zickzacklinien der Selachier, sondern man unterscheidet, genau wie am Schwanz der Urodelen, eine einfache Pars superior s. dorsalis und inferior s. ventralis des M. lateralis. Im Uebrigen verhalten sich die Dipnoër bezüglich ihrer Rumpfmuskulatur noch durchaus fischähnlich und dies gilt in erster Linie für Ceratodus, bei welchem sich keine Spur jener bei Protopterus beobachteten Schichtung nachweisen lässt.

Bei keinem einzigen Fische oder Dipnoër liegen Muskeln einwärts von den Rippen; immer stehen diese mit der die Leibeshöhle auskleidenden Fascia transversa in directem Contact.

Was nun den M. lateralis des Amphioxus und der Cyclostomen betrifft, so ist hier vor Allem der Mangel an Rippen oder rippenähnlichen Theilen bemerkenswerth. An ihrer Stelle liegen nur bindegewebige Myocommata, welche von der Wirbelsäule entspringen und welche speciell

bei Amphioxus zarte, stark lichtbrechende, strukturlose Fortsetzungen der äusseren Chordascheide darstellen. Sie sind nicht wie bei den übrigen Fischen dütenartig ineinander geschoben, sondern neigen sich unter Bildung eines nach hinten offenen Winkels gegen einander und stehen senkrecht auf der Längsachse des Thieres. An der Peripherie gehen sie direkt ineinander über und so sind die Myomeren allseitig von einem einheitlichen Gewebe eingeschlossen. Die Innenwand desselben ist allenthalben von Endothel bekleidet (Rolph).

Bezüglich ihres histologischen Charakters stimmt die Muskulatur von Amphioxus nur mit derjenigen der Cyclostomen überein, weicht dagegen von derjenigen aller übrigen Vertebraten bedeutend ab.

Sie besteht aus quergestreiften Platten von rhombischer Gestalt, und entbehrt des Sarcolemms vollständig (Grenacher, Rolph).

Man kann Längsmuskeln des Stammes und Quermuskeln des Bauches unterscheiden (Fig. 193, *DV*, *QB*). Dazu kommt noch die Muskulatur des Mundringes, der Cirrhi, des sogenannten gefransten Ringes und des Afters.

Die Bauchmuskulatur, welche aus viel feineren Fibrillen besteht als die eigentliche Stammmuskulatur, ist mit derjenigen der übrigen Vertebraten nicht zu homologisiren, sondern stellt eine Bildung eigener Art dar (Rolph). Sie reicht vom Beginn des Kiemenkorbes bis zum Porus abdominalis und wird in der ventralen Mittellinie durch eine Raphe in zwei Hälften getheilt.

Die Ligamenta intermuscularia der Neunaugen decken sich dachziegelartig, so dass ein Querschnitt immer drei oder vier zugleich trifft (Fig. 197, *Mc*, *Mc*).

Zwischen ihnen verlaufen zahlreiche, mit den Muskeln parallel ziehende Lamellen und so entsteht ein zwischen je zwei Ligamenten liegendes, aus zahlreichen Kästchen bestehendes Fachwerk (Fig. 197, *LL*).

Alle diese Kästchen sind von den oben erwähnten, quergestreiften Muskelplatten erfüllt; überall sind sie von gleicher Länge, nur gegen den Schwanz zu und am ventralen Theil des Kopfes nehmen sie an Grösse ab.

Während nun die Seitenrumpfmuskeln der Petromyzonten aus vollkommen fertigen, quergestreiften Elementen bestehen, bleiben die Augenmuskeln, sowie die Muskeln des Gaumensegels von Ammocoetes in histologischer Beziehung auf embryonaler Stufe stehen, d. h. ihre Elementartheilchen besitzen nur einen relativ schmalen, corticalen Mantel von quergestreifter Substanz, während im Innern ein körniger Cylinder mit Kernen das ganze Leben persistirt (Langerhans).

Die in grosser Regelmässigkeit hinter einander liegenden Myomeren der Neunaugen biegen gegen die dorsale und ven-

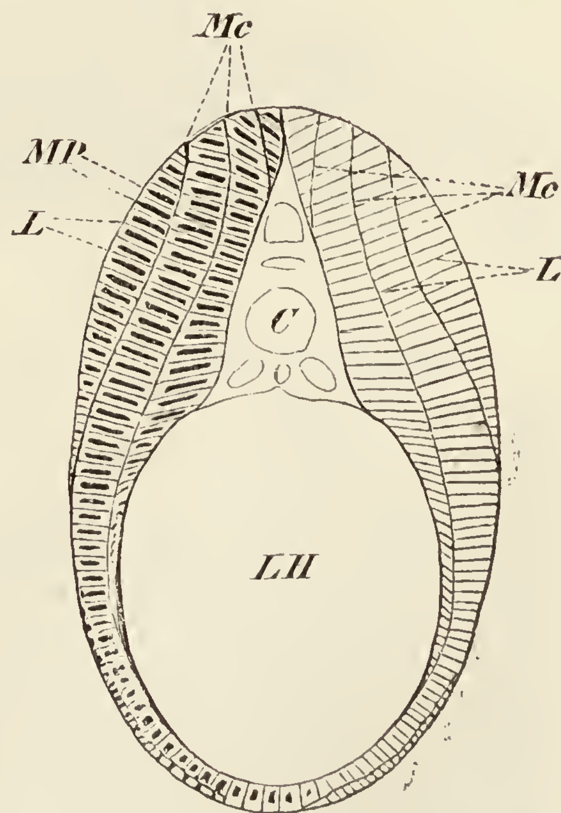


Fig. 197. Querschnitt durch den Rumpf von Petromyzon fluviatilis. *Mc* Myocommata mit ihren Querlamellen *L*. Auf der rechten Seite der Figur sieht man deutlich das von beiden erzeugte Fächer- oder Kästchensystem. Auf der linken Seite sind die die Kästchen erfüllenden Muskelplatten eingezeichnet (*MP*), *C* Chorda dors., *LH* Leibeshöhle.

trale Mittellinie in der Richtung nach vorne zu scharf um und spitzen sich an der Stelle ihres gegenseitigen Zusammenstosses scharf zu.

Die Richtung der Muskelkästchen geht aus einer schiefen Richtung gegen die Seitenlinie zu allmälig in eine horizontale über.

Von irgend welchen Abspaltungen des Seitenrumpfmuskels in einigermaassen schärfer differenzirte Portionen ist, abgesehen vom Kopf und Kiemenkorbe, bei Petromyzonten keine Rede und darin stehen sie in scharfem Contrast zu den Myxinoiden.

Hier behält nur der dorsale Abschnitt des Seitenrumpfmuskels (Figur 198, *D*) seine primitive Beschaffenheit, der ventrale dagegen hat sich in zwei Schichten differenzirt, wovon die eine im Niveau der Seitenlinie von der oberflächlichen Körperfascie entspringt (Fig. 198, 199, *V*), während die andere rechts und links von der ventralen Mittellinie ihre Lage hat.

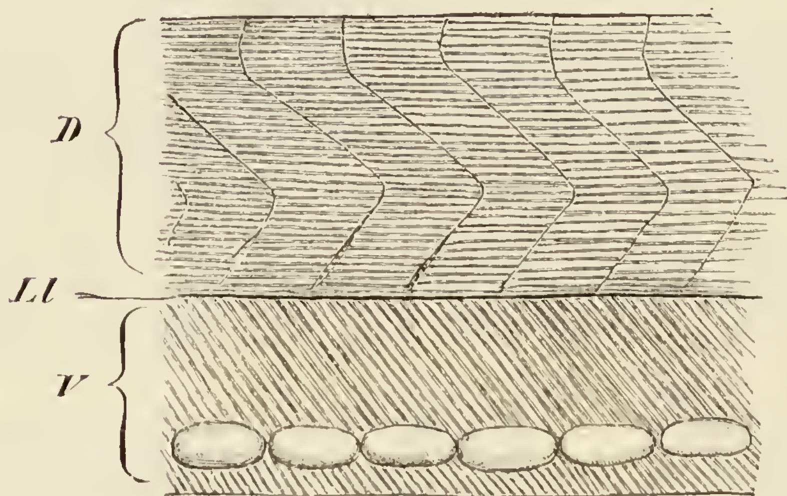


Fig. 198.

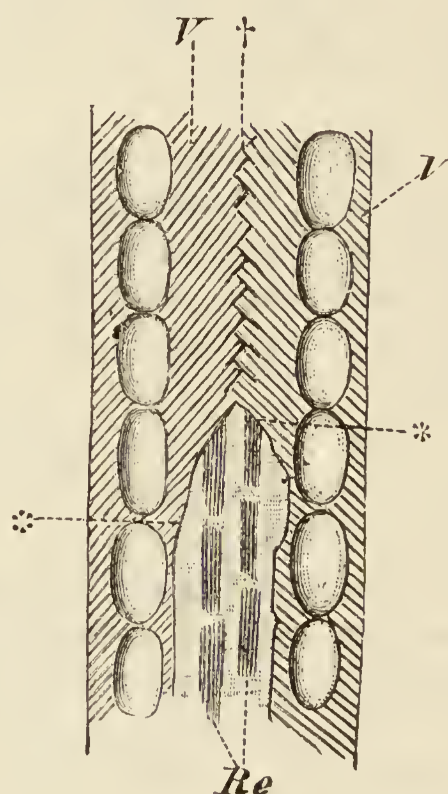


Fig. 199.

Fig. 198 und 199. Seitenrumpfmuskulatur von Myxine glutinosa von der Seite (Fig. 198) und von unten (Fig. 199), *D* Dorsale und *V* ventrale Hälfte derselben. Letztere stösst in der ventralen Mittellinie bei † von beiden Seiten zusammen und ist nach hinten davon ein Stück weit (**) ausgeschnitten, um den unterliegenden Rectus abdominis zu zeigen. *Ll* Linea lateralis.

Erstere besitzt einen von oben und vorne nach hinten und unten gerichteten Faserverlauf und stösst mit ihrem Gegenstück in der Medianlinie des Bauches zusammen und zwar der Art, dass die beiderseitigen Fasern sägeartig in einander eingreifen können (Fig. 199, bei †). Diese Muskellage reicht vom After bis zum Mundende und sie umschliesst nicht nur die zweite Schicht, sondern auch noch den medianwärts von ihr, weit an den Körperseiten herabgreifenden, dorsalen Abschnitt des Seitenrumpfmuskels, welcher allmälig dünner und dünner werdend, mit eingekerbtem Rande in die Fascia transversa abdominis ausstrahlt. Ihrer Faserrichtung nach entspricht sie dem Obliquus abdominis externus der höheren Wirbelthiere, während die tiefer liegende Schicht derselben der ventralen Längsmuskulatur, d. h. dem Rectus abdominis entspricht. Dieser Muskel besteht bei Myxinoiden aus einer Doppelreihe von hinter einander liegenden, kurzen Muskelportionen, welche jedoch nicht, wie dies gewöhn-

lich der Fall ist, paarweise in einer Transversellen neben einander liegen, sondern in alternirender Weise angeordnet sind (Fig. 199, *Re*).

Die Faserrichtung der einzelnen Rectus-Portionen, welche sich vom After bis zum Vorderende des sog. Zungenbeines erstrecken, geht gerade von vorne nach hinten und der Gedanke liegt nahe, dass sich der ganze Rectus der Myxinoiden vom untersten (ventralen) Rand des dorsalen Seitenrumpfmuskels losgelöst und so seine Selbständigkeit gewonnen habe.

Amphibien.

Nur im Schwanze der Urodelen persistirt das primitive, gleichmässige Verhalten der Seitenrumpfmuskulatur, wie es uns bei den Fischen begegnet ist. Im Rumpfabschnitt hat das nur noch für die dorsale Hälfte und auch hier nur noch bei Urodelen seine Geltung (Fig. 200, *D*, *V*). Bei Anuren ist auch hier bereits ein Differenzirungsprocess eingetreten, der zur Abspaltung einzelner, mit Wirbeltheilen, dem Schultergürtel und dem Schädel in direkte Verbindung tretender Muskelbündel geführt hat.

Ungleich grösseren Modificationen jedoch unterliegt bei Urodelen und Anuren, wie überhaupt bei allen über den Fischen stehenden Wirbelthieren, die ventrale Hälfte des M. lateralis und zwar scheinen sie mit den veränderten Respirationsverhältnissen im Zusammenhang zu stehen. So begegnen wir hier z. B. beim Axolotl, sowie bei sämmtlichen Salamandrinen-Larven einer deutlich ausgeprägten, vierfachen Schichtung. Zu äusserst liegt eine schleierartig dünne unsegmen-

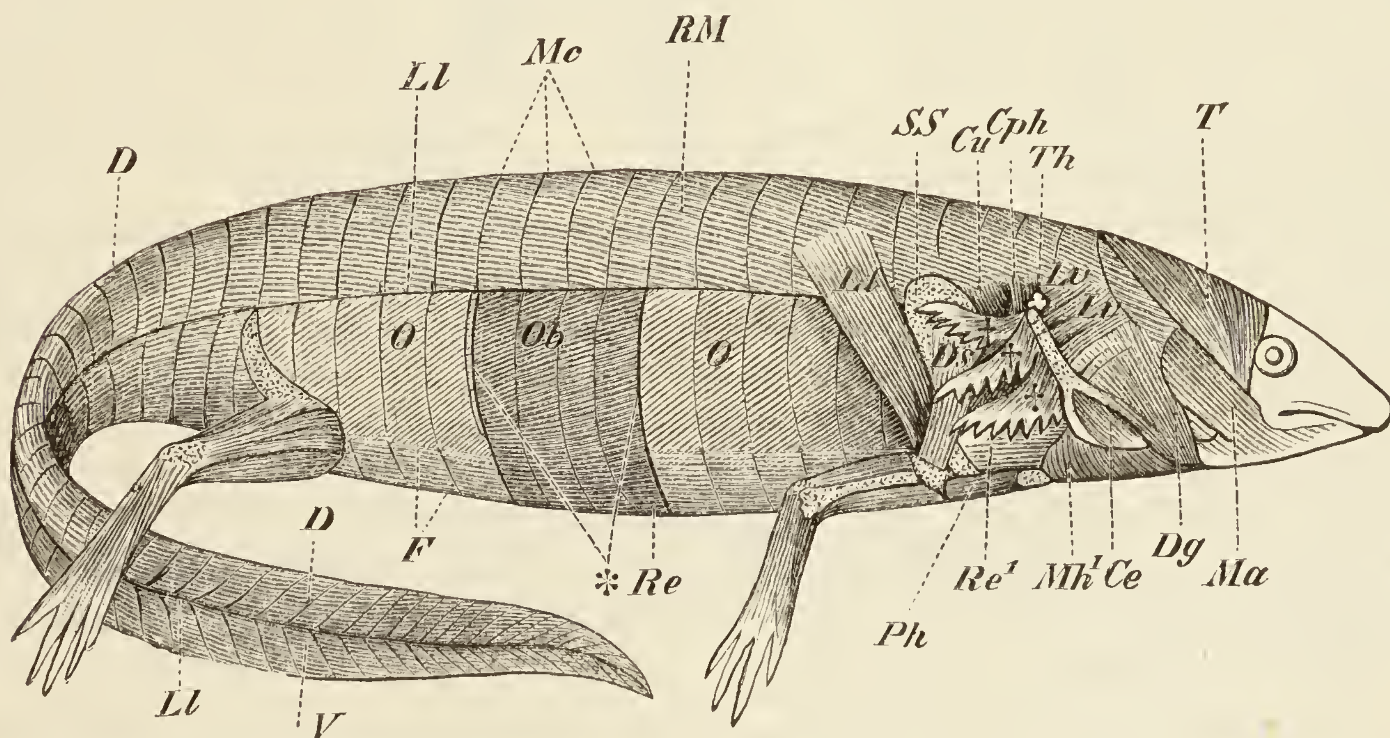


Fig. 200. Die gesammte Muskulatur von Siredon pisciformis. *Ll* Linea lateralis. *D* Dorsale und *V* ventrale Hälfte der Schwanzmuskeln, *RM* dorsale Hälfte der Seitenrumpfmuskulatur (Rückenmuskeln). *O*, *O* Aeusserstes, von der Linea lateralis entspringendes und in die Fascie *F* ausstrahlendes Stratum des M. obliquus adominis externus. Bei * ist ein Stück davon ausgeschnitten, so dass das zweite Stratum dieses Muskels (*Ob*) frei zu Tage liegt. Bei *Re* geht dessen Faserverlauf aus der schiefen Richtung in die gerade über (beginnende Differenzirung des Rectus abdom.). Bei Re^1 sieht man das Rectussystem zum Visceralskelet verlaufen. *Mc* Myocommata des Rückentheils der Seitenrumpfmuskulatur. *T* Temporalis, *Ma* Masseter, *Dg* Digastricus mandibulae, Mh^1 Mylohyoideus (hintere Portion), *Ce* Kerato-hyoideus externus, *Lv* Levator arcuum branchialium, ††† Levator branchiarum, *Cph* Hals-Ursprung des Constrictor pharyngis, *Th* Gl. thymus. *Lt* Latissimus dorsi, *Ds* Dorsalis scapulae, *Cu* Cucullaris. *SS* Suprascapula, *Ph* Procoraco-humeralis.

tirte Muskellage (Fig. 200, *OO*), welche im Niveau der Linea lateralis von der subcutanen Körperfascie entspringt und mit steil von vorne und oben nach hinten und unten gerichtetem Faserlauf an den Seiten des Körpers herabsteigt (Wiedersheim).

In der Höhe einer Linie, welche den Ursprung der vorderen und hinteren Extremitäten miteinander verbindet, strahlt dieser Muskel, dessen schon bei der Hautmuskulatur Erwähnung gethan wurde, in eine Fascie aus, welche den Körper an seiner ganzen Ventralseite überzieht und die so gewissermaassen als fibröse Commissur zwischen den Muskeln beider Körperhälften fungirt.

Durch dieses Muskelstratum sowohl wie durch seine aponeurotische Ausstrahlung schimmert die zweite Muskellage (Fig. 200, 201, *Ob*) hindurch. Diese ist segmentirt und zwar correspondiren ihre Myocommata in der Linea lateralis vollkommen mit denjenigen der dorsalen Hälfte des M. lateralis (*D*, *Mc*). Sie sind mit der medialen Fläche der obersten Muskelschicht enge verwachsen, doch tritt dessen Segmentirung, wie oben bemerkt, äusserlich nicht zu Tage.

Was die Faserrichtung der zweiten Schicht betrifft, so geht sie in den einzelnen Myomeren ebenfalls von vorne und oben nach hinten und unten, doch viel weniger schief geneigt und der horizontalen viel genäherter, als bei dem obersten Stratum. Gleichwohl entsprechen beide dem System des M. obliquus abdominis externus der höheren Wirbelthiere und es scheint mir nicht unmöglich, dass das äusserste, unsegmentirte Stratum, welches sich in besonders starker Entwicklung auch bei Amphiuma findet, von den Myxinoiden her, wenn auch auf Umwegen, auf die Urodelen vererbt ist. Die Ichthyoden besitzen keine Spur davon, wohl aber ist die zweite Schicht mit ihrem typischen Faserverlauf stark entwickelt. Bei ihnen sowohl, wie bei Salamanderlarven resp. dem damit durchaus übereinstimmenden Axolotl entspringt letztere im Niveau der Linea lateralis (*Ll*) und setzt sich seitlich am Körper bis zur ventralen Mittellinie fort, wo die Hälften beider Seiten zusammenstossen. Dabei geht der anfangs schief gerichtete Faserverlauf, unter Fortsetzung der Myocommata bis zur ventralen Mittellinie, allmälig in die Längsrichtung über und zugleich kommt es beim Axolotl und den Salamanderlarven zu einer, wenn auch nur sehr undeutlichen Abspaltung einer rechts und links von der ventralen Medianlinie liegenden dünnen und hohen Schicht, die als erste Andeutung eines sich differenzirenden Rectus abdominis im Sinne der geschlechtsreifen Salamander und Tritonen aufzufassen ist (Fig. 201, *Re*). Bei Derotremen und Ichthyoden ist hievon noch nichts zu erkennen.

In der Gegend des Sternums und des Hinterrandes der Coracoidplatten nimmt die Faserung des Rectus eine schiefe Richtung an, differenzirt sich immer mehr von ihrer Unterlage und geht continuirlich in den M. pectoralis major über (*P*). Während das hohe Stratum am Beckengürtel endigt, setzt sich das zweite jenseits desselben unter allmäliger Aenderung der Faserrichtung (horizontal) in den ventralen Abschnitt der Seitenrumpfmuskulatur des Schwanzes fort. Nach vorne zu hängt das tiefe Stratum des Obliquus externus mit der zum Visceralskelet ziehenden Muskelmasse direkt zusammen (Fig. 201, Re^1). Nach Entfernung dieser zweiten Muskellage erscheint eine dritte, welche ganz wie die vorige von der Linea lateralis bis zur Mittellinie des Bauches reicht, auch ist sie derart segmentirt, dass sich ihre Myocom-

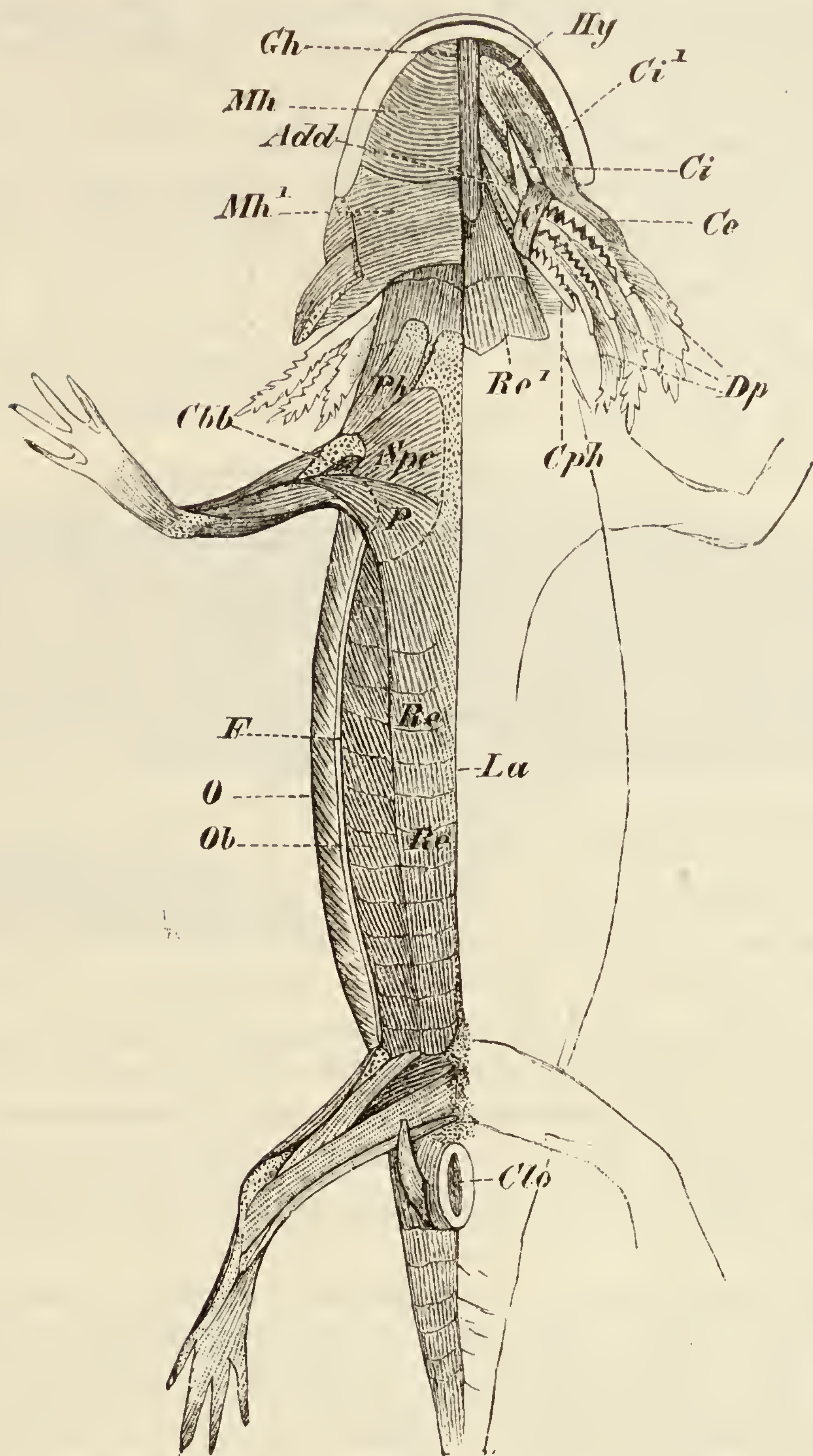


Fig. 201. Die gesammte Muskulatur von Siredon pisciformis von der Ventralseite. *O* äusserstes Stratum des Obliquus externus, bei *F* in die Fascie ausstrahlend, welche hier durchschnitten ist, *Ob* zweites Stratum desselben Muskels, *Re* Rectus abdominis bei *Re*¹ in die Visceralmuskulatur (Sterno-hyoideus) und bei *P* in den Pectoralis major ausstrahlend. *Mh*, *Mh*¹ Vordere und hintere Portion des Mylohyoideus, welcher in der Mittellinie durchschnitten ist, so dass hier die eigentliche Visceralmusculatur frei zu Tage liegt. *Ce*, *Ci* Keratohyoideus externus und internus. Ersterer befestigt sich am Hyoid (*Hy*). *Add* Adductor arcuum branchialium, *C* Constrictor arcuum branchialium. *Cph* Vom hintersten Kiemenbogen entspringende Portion des Constrictor pharyngis. *Dp* Depressores branchiarum, *Gh* Genio-hyoideus, *Ph* Procoraco-humeralis, *Spc* Supracoracoideus, *Cbb* Coracobrachialis brevis, *Clo* Cloake, *La* Linea alba abdominis.

mata resp. Myomeren mit denjenigen der letzteren vollkommen decken. Was beide aber scharf von einander unterscheidet, das ist eine geradezu entgegengesetzte Richtung des Faserlaufes. Wie der vorige Muskel, so strahlt auch dieser nach vorne in die Muskulatur des Visceralskeletes aus und geht gegen die ventrale Mittellinie zu aus einem schiefen Faserlauf in einen rein sagittalen über. Dabei fliesst er schliesslich mit dem hier ebenso gerichteten Stratum des Obliquus externus (tiefe Portion) unter Bildung einer fibrösen Linea alba zu einer Masse zusammen. Möglicherweise kommt diese Doppelanlage

des Rectus in der äusseren und inneren resp. der ventralen und dorsalen Portion des fertigen Urodelen- resp. Reptilien-Rectus wieder zum Ausdruck (Wiedersheim).

Unter dem eben beschriebenen Muskel, den wir als Obliquus abdominis internus zu beurtheilen haben, liegt ein vierter, der Transversus abdominis. Dieser vom Becken bis zum Herzen sich erstreckende Muskel, welcher uns bei Urodelen zum erstenmal begegnet, steht in engster Verbindung mit der Fascia transversa, beziehungsweise dem Peritoneum, an deren äusserer Fläche er gelegen ist, ein Satz, der von den Urodelen an für sämmtliche Wirbelthiere seine Geltung hat.

Der Transversus, welcher ganz unsegmentirt, dagegen nach aussen an die Myocommata des Obliquus internus fest angeheftet ist, besteht, sofern man die an der Ventralfläche der Rippen liegende Muskulatur zu seinem Systeme rechnen will [1]), aus einer dorsalen und ventralen Hälfte. Erstere entspringt neben den Wirbelkörpern, letztere in einer zackigen Linie im Niveau des Interstitium laterale. Jene besitzt eine schiefe, von hinten und oben nach vorne und unten gerichtete Faserrichtung, diese eine rein quere. An ihrem Vorderende jedoch gehen die Fasern der ventralen Hälfte unter allmäliger Verkürzung in eine schief vorwärts abwärts gehende Richtung über, drängen sich zwischen Herz und Leber ein, umfassen die Basis des Pericards, sowie das Ende des Oesophagus und bilden so unter der Form einer ventral nicht ganz geschlossenen Muskelzwinge die erste Andeutung eines Zwerchfells (Diaphragma).

Alle die drei zuletzt betrachteten, lateralen Bauchmuskeln finden sich auch bei sämmtlichen Derotremen und Ichthyoden wohl entwickelt und durch einen scharf gezeichneten Faserlauf gut von einander geschieden.

Diese den Ichthyoden und Derotremen, sowie den Larven von Salamandra und dem Axolotl entnommene Darstellung gilt wörtlich auch für sämmtliche, geschlechtsreife Salamandrinen, nur in einem Punkte zeigen letztere eine höhere Stufe des ventralen Seitenmuskelsystems und das ist die vollständige Differenzirung eines vom Becken bis zur Symphysis mandibulae resp. zur Zunge reichenden Rectus abdominis. Sahen wir auch beim Axolotl schon schwache Spuren davon, so hat er sich doch dort erst von den lateralen Bauchmuskeln vollkommen emancipirt und ist zu einem selbständigen Muskel geworden, an dem man jederseits von der ventralen Mittellinie zwei Portionen, eine innere und eine äussere, unterscheiden kann. Erstere, in gleicher Weise segmentirt, wie die lateralen Bauchmuskeln, setzt sich im Laufe nach vorwärts ans Sternum an, um alsbald wieder davon zu entspringen und sich zum Visceralskelet zu begeben; letztere geht aussen am Sternum vorbei,

---

1) Ob man Recht daran thut (A. Schneider), scheint mir noch keineswegs sicher ausgemacht, denn man kann durch vorsichtige Präparation (beim Axolotl wenigstens) deutlich nachweisen, dass diese Portion einfach einer über die Linea lateralis hinaus sich erstreckenden, subcostalen Fortsetzung des Obliquus internus entspricht. Dies beweist nicht nur die Faserrichtung, sondern auch der Lauf der Intercostalnerven, welche sich in der ventralen Hälfte zwischen Transversus und Obliquus internus, in der dorsalen aber zwischen Fascia transversa und dem in Frage stehenden Muskel finden. Zwischen den Rippen, also durch die Intercostalräume hindurch hängt der in Frage stehende Muskel mit dem dorsalen M. lateralis direkt zusammen.

umgreift den Herzbeutel und gelangt zur Zunge. Näheres darüber bei den Muskeln des Kopfes.

Der dorsale Abschnitt des M. lateralis bewahrt, wie ich oben schon erwähnt habe, viel besser das primitive Verhalten, wie es uns bei Fischen begegnet ist. Er erstreckt sich von der Furche zwischen Ohrkapsel und Scheitelbeinen in regelmässiger Segmentirung bis

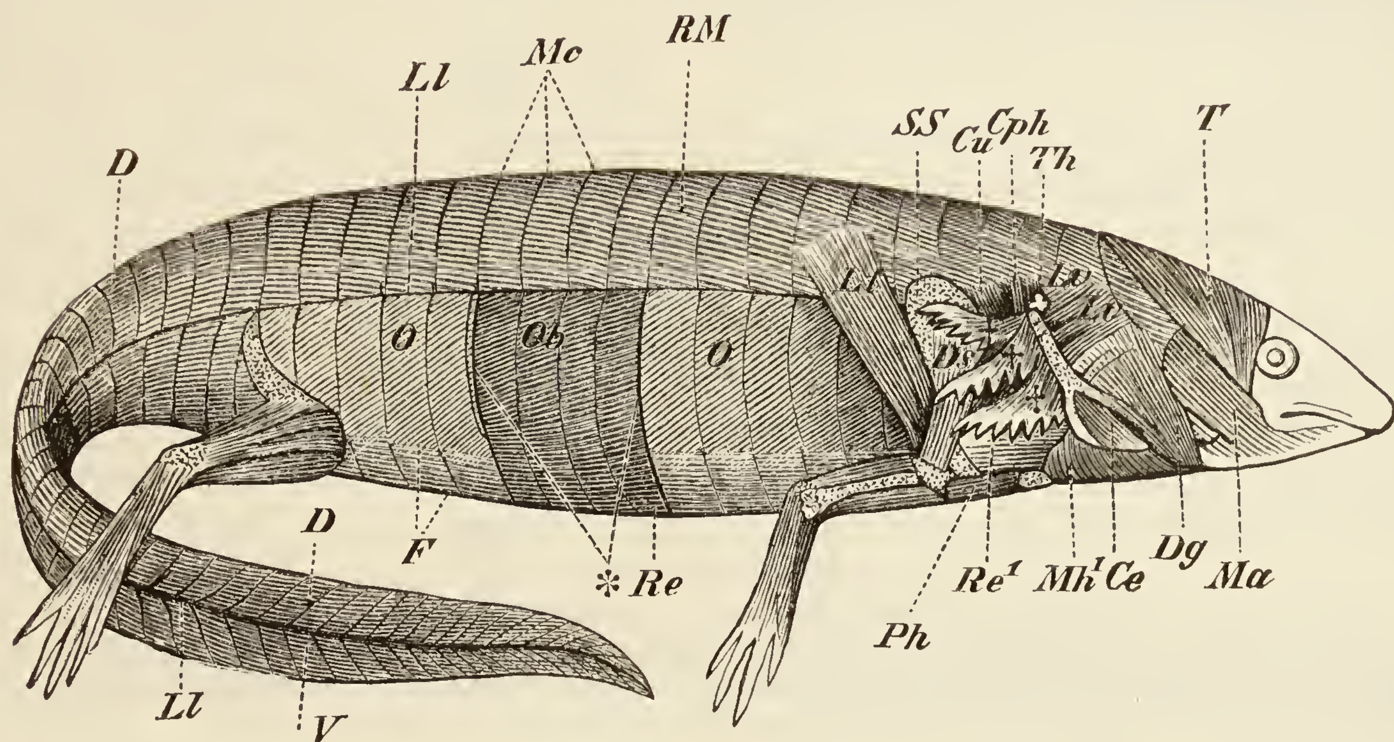


Fig. 202. Die gesammte Muskulatur von Siredon pisciformis. *Ll* Linea lateralis. *D* Dorsale und *V* ventrale Hälfte der Schwanzmuskeln, *RM* dorsale Hälfte der Seitenrumpfmuskulatur (Rückenmuskeln). *O*, *O* Aeusserstes, von der Linea lateralis entspringendes und in die Fascie *F* ausstrahlendes Stratum des M. obliquus adominis externus. Bei * ist ein Stück davon ausgeschnitten, so dass das zweite Stratum dieses Muskels (*Ob*) frei zu Tage liegt. Bei *Re* geht dessen Faserverlauf aus der schiefen Richtung in die gerade über (beginnende Differenzirung des Rectus abdom.). Bei *Re*¹ sieht man das Rectussystem zum Visceralskelet verlaufen. *Mc* Myocommata des Rückentheils der Seitenrumpfmuskulatur. *T* Temporalis, *Ma* Masseter, *Dg* Digastricus mandibulae, *Mh*¹ Mylohyoideus (hintere Portion), *Ce* Kerato-hyoideus externus, *Lv* Levator arcuum branchialium, ††† Levator branchiarum, *Cph* Hals-Ursprung des Constrictor pharyngis, *Th* Gl. thymus. *Lt* Latissimus dorsi, *Ds* Dorsalis scapulae, *Cu* Cucullaris. *SS* Suprascapula, *Ph* Procoraco-humeralis.

zur Schwanzspitze. Seine im Bereich des Rumpfes nach vorwärts und abwärts geneigten Fasern nehmen von der Schwanzwurzel an allmälig eine gleichmässig horizontale Richtung an. Seine tiefen Schichten erstrecken sich von Rippe zu Rippe, von Querfortsatz zu Querfortsatz und stellen so die erst bei höheren Thieren selbständig werdenden Musculi intercostales und die ihnen homologen Intertransversarii dar. Letzteres gilt auch für die Anuren, doch finden hier auch schon an den oberflächlichen Schichten dieses Muskels Differenzirungen statt, welche zum Schultergürtel und Schädel in Beziehung treten.

Entfernt man sämmtliche Bauch-Contenta hinter dem Kopf, so sieht man aufs deutlichste, wie sich die gesammte Seitenrumpfmuskulatur in drei Zipfel spaltet (Fig. 203, †, ††, *), einen oberen, mittleren und unteren. Ersterer, welcher sich auf der Dorsalseite des Schädels inserirt, stellt die Fortsetzung der Hauptmasse des dorsalen M. lateralis vor (*D*); der zweite, welcher sich an der Ventralseite der Schädelbasis ansetzt, hat zum grossen Theil denselben Ursprung, entsteht aber auch theilweise aus der obersten Faserlage des von der dritten Rippe an

gespaltenen, ventralen Seitenmuskels (*V*). Dieser mittlere, unter der Wirbelsäulen-Axe gelegene Muskelbauch stellt die sog. hypaxionische Muskulatur dar und wir werden sie weiterhin in der Thierreihe noch eine grosse Rolle spielen sehen.

Die aus dem Obliquus externus und internus sich componirende Hauptfortsetzung des ventralen M. lateralis geht zum Visceralskelet am Boden der Mundhöhle (Fig. 293, *).

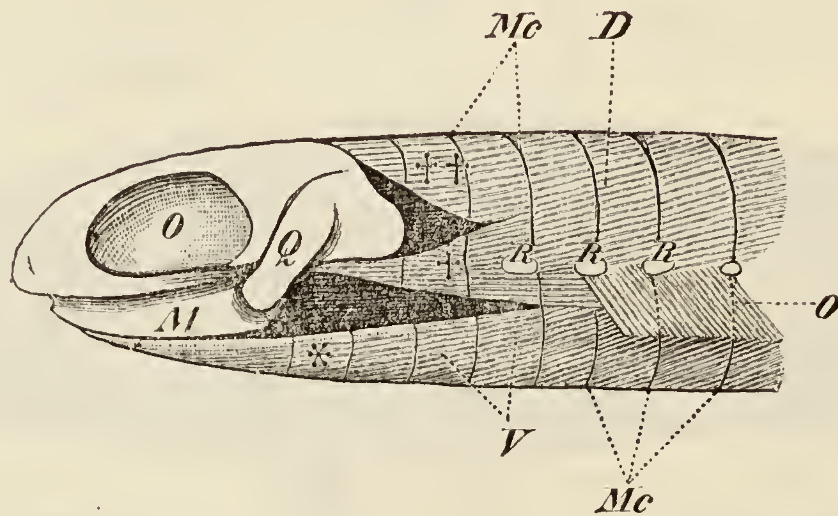


Fig. 203. Uebergang der Seitenrumpfmuskulatur auf den Kopf von Siredon pisciformis. *D*, *V* Dorsale und ventrale Hälfte derselben, nach vorne in drei Zipfel (†, ††, *) gespalten, *O* Aeusserstes Stratum des Obliquus abdom. externus, *RR* Rippen, *Mc* Myocommata, *O* Orbita, *Q* Quadratum, *M* Mandibula.

Der Hauptunterschied in der Seitenrumpfmuskulatur der Urodelen und Anuren besteht darin, dass letztere nicht vier, sondern nur zwei Schichten von seitlichen Bauchmuskeln besitzen. Von diesen entspringt die eine, hochliegende, von der Rückenfascie, den Spitzen der Querfortsätze resp. Rippen und dadurch indirekt vom Darmbein, die andere, tiefere von derselben Fascie, dem Darmbein und den Processus transversi. Letztere entspricht dem Obliquus internus der Urodelen, während ein Transversus den Anuren fehlt. Die hohe Schicht ist der äussere schiefe Bauchmuskel.

Die in der Larvenperiode noch vorhandenen Myocommata der beiden Bauchmuskeln verschwinden gleichzeitig mit der immer mehr zunehmenden Ausdehnung des Bauches und beim geschlechtsreifen Thier stellt jeder Muskel nur einen nach der Fläche gekrümmten, einheitlichen Fächer dar (Fig. 204, *Ob*).

Der Rectus abdominis (*Re*) ist bei sämmtlichen Anuren gut diffe-

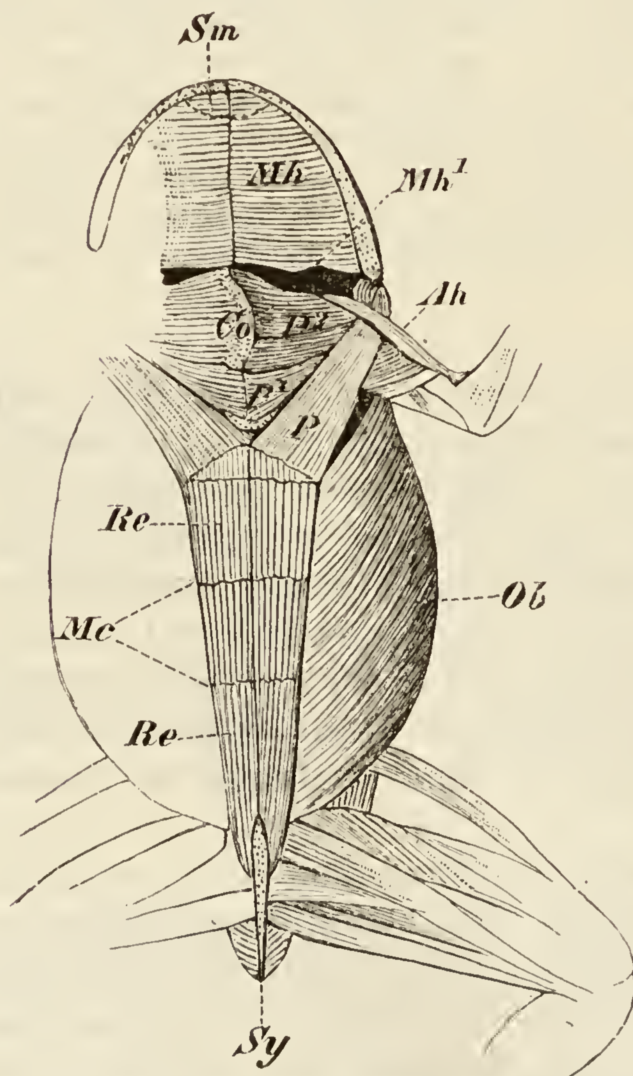


Fig. 204. Die Stammmuskulatur von Bufo viridis. *Re*, *Re* Rectus abdominis, *Mc* Myocommata desselben, *Ob* Obliquus abdom. externus, *P*—P^2 Pectoralis major und Coraco-radialis proprius, *Ah* Acromio-humeralis, *Mh*, Mh^1 Mylohyoideus, *Sm* Submentalis, *Co* Medialer Rand des Coracoids, *Sy* Symphysis pubis.

renzirt, besitzt eine wechselnde Zahl von Myocommata (*Mc*) und liegt in einer, von den seitlichen Bauchmuskeln gebildeten fibrösen Scheide. Rechts und links von der Symphyse des Beckens schmal entspringend, dehnt er sich im Lauf nach vorne mehr und mehr aus und erhält so, beide Hälften zusammengerechnet, die Form eines schlanken Kegels. Mit einem Theil seiner Fasern setzt er sich da am Schultergürtel fest, wo die hinterste Portion des grossen Brustmuskels (*P*) entspringt; ein anderer Theil läuft weiter unter dem Schultergürtel hindurch zum Visceralskelet und zur Zunge.

Was endlich die Gymnophionen anbelangt, so kommt ihre Rumpfmuskulatur derjenigen von Amphiuma am nächsten, was um so bemerkenswerther ist, als wir die Extremitäten dieses Thieres ebenfalls in regressiver Metamorphose begriffen sehen.

Im Uebrigen ist die Muskulatur der Gymnophionen äusserst schwierig zu beurtheilen, indem sie in vielen Punkten ein, der Sonderstellung dieser Thiergruppe entsprechendes, eigenartiges Verhalten zeigt. Es handelt sich dabei, entsprechend den biologischen Verhältnissen, um zahlreiche, functionelle Anpassungen, wie sie uns aus demselben Grunde auch bei Amphisbaenen entgegentreten.

Nach Entfernung des die Hautschienen bewegenden, oberflächlichen, muskulösen und bindegewebigen Stratums (siehe die Hautmuskulatur), sieht man bei Gymnophionen die, wie bei den Urodelen, durch ein deutliches, den distalen Rippenenden entsprechendes Interstitium laterale getheilten Hälften des grossen Seitenrumpfmuskels. Von der subcutanen Fascie entspringt im Niveau der Seitenlinie eine aus kurzen, schief von vorne und oben nach hinten und unten gerichteten Fasern bestehende Muskelschicht. Sie ist unsegmentirt, strahlt in eine, die ganze Ventralseite umhüllende Fascie aus und entspricht daher dem Obliquus externus der Myxinoiden sowie dem Stratum desselben Muskels bei den Urodelen. Als zweite Muskelschicht der ventralen Hälfte des M. lateralis tritt uns ein von der Linea lateralis bis zur Linea alba des Bauches sich erstreckender Muskel entgegen, dessen Faserrichtung ganz in der Längsaxe des Körpers verläuft und somit eine vollkommene Repetition des dorsalen Seitenrumpfmuskels darstellt; was aber die Uebereinstimmung zwischen beiden noch grösser macht, ist das, dass die betreffenden Myocommata in einander übergehen. Durch dieses Verhalten erscheint das ganze Thier ringsum von metamer angeordneten Muskelbändern umgeben, deren einzelne, kurze Fasern einen von vorne nach rückwärts gerichteten Lauf besitzen.

Die ventrale Hälfte dieses Muskels, der da und dort noch eine Abspaltung in eine tiefere Lage erkennen lässt, entspricht drei Muskeln der Urodelen, nämlich der tiefen Portion des Obliquus externus, dem Obliquus internus und rechts und links von der Linea alba dem Rectus abdominis. Alle drei sind hier auf einem sehr primitiven, an die Fische erinnernden Entwicklungszustand stehen geblieben und zeigen sich noch nicht differenzirt.

Die letzte Schicht der seitlichen Bauchmuskeln der Schleichenlurche entspricht sowohl nach Ursprung wie nach Faserrichtung unverkennbar dem Transversus abdominis. Er stimmt mit dem gleichnamigen Muskel der Urodelen vollkommen überein, nur reichen seine Ringfasern weiter gegen die ventrale Mittellinie herab.

Die, wie wir bei den Urodelen gesehen haben, z. Th. aus einer Spaltung der dorsalen Hälfte des M. lateralis hervorgehenden hypaxionischen

Muskeln erreichen bei Gymnophionen eine ganz excessive Entfaltung, doch kann auf die sehr complicirten Verhältnisse hier nicht näher eingegangen werden.

Zum Schlusse will ich noch erwähnen, dass der dorsale Abschnitt des grossen Seitenrumpfmuskels der Gymnophionen eine nur sehr unbedeutende Differenzirung (Mm. interspinales und intercostales) erkennen lässt, was um so auffallender ist, als bei den Ophidiern die schlängelnde Art der Fortbewegung zum gegentheiligen Verhalten geführt hat.

Reptilien.

Ich habe mich bei der Muskulatur der Amphibien etwas länger verweilt, weil sich bei ihnen die für alle höheren Typen maassgebenden Verhältnisse zum erstenmal und in ganz allmäliger Weise vorbereiten. Nachdem wir diese nun kennen gelernt und so schon eine allgemeine Anschauung gewonnen haben, werden wir die Abtheilung der Reptilien leichter zu absolviren im Stande sein.

Im Allgemeinen kann man sagen, dass die Seitenrumpfmuskulatur der Reptilien, entsprechend der höheren Entwicklungsstufe des Skeletes, besonders der Rippen und des Schultergürtels, eine grössere Differenzirung und reichere Ausgestaltung erfahren hat. Das treibende Princip dabei ist die veränderte, rhythmisch werdende Respirationsweise, bedingt durch die mehr und mehr sich entfaltende Lunge. Immer deutlicher bereitet sich eine Scheidung des Rumpfes vor in Brust und Bauch, der entsprechend die Seitenbauchmuskeln eine Modification erfahren müssen. Die bei den Amphibien nur rudimentären Rippen wachsen bei Reptilien in die Myocommata hinein und dehnen sich zu langen Knochen- und Knorpelspangen aus, welche sich zum Theil mit dem Sternum verbinden und so einen grösseren oder kleineren Abschnitt des M. obliquus externus und internus in die Mm. intercostales externi und interni überführen. Letztere bilden somit hier nicht mehr, wie bei Fischen und Amphibien, nur die zwischen die Rippen hinein sich fortsetzenden tiefen Schichten der Seitenrumpfmuskulatur, sondern haben sich als eigene Muskeln individualisirt.

Der häufig (Ophidier, Saurier und Crocodilier) in eine hohe und tiefe Schicht sich sondernde Obliquus externus hat, entsprechend seinem Ursprung, auf der Aussenfläche der Rippen seinen segmentalen Charakter fast ganz verloren, doch kommen Ausnahmen vor. Bei Cheloniern legt sich in Folge des Hautknochenpanzers jener Muskel gar nicht mehr an; ein Obliquus internus dagegen ist vorhanden. Bauchwärts strahlt der Obliquus externus in eine Fascie aus, nach hinten inserirt er sich am Becken. Die Intercostales externi erstrecken sich nur zwischen den vertebralen Rippenabschnitten, während sich die Intercostales interni, welche sich mit jenen im Verhältniss des Obliquus externus zum internus kreuzen, auch auf die Intercostalräume der ventralen (sternalen) Rippenabschnitte ausdehnen.

Die Intercostales können nun entweder nur zwischen den Rippen liegen oder, wie z. B. bei Lacertiliern, mit einer Anzahl von Bündeln auf die Rippenoberfläche hinauswuchern. Diese dem System des M. obliquus externus zuzurechnenden Muskeln laufen entweder von Rippe zu Rippe oder überspringen eine oder mehrere, so dass man sie als Intercostales longi bezeichnen kann (Gadow). Aehnliche

als Infracostales, im Sinne der menschlichen Anatomie, aufzufassende Muskelbündel können auch auf der Innenfläche der Rippen auftreten. Sie sind dem System des Obliquus internus zuzurechnen.

Gegen die Lumbalgegend hin kommt es bei der Mehrzahl der Saurier mit der Obliteration der Rippen auch zu einer Verkümmerung der Intercostalmuskeln oder trennen sie sich in einzelne bandförmige Bündel, die von der Grenze zwischen Pars vertebralis und sternalis der Rippen schräg nach vorne gegen die Medianebene zu strahlen (Mm. intercostales scalares, Schneider, Gadow). Während sich so die Rippen in der Lumbalgegend mehr und mehr aus der zwischen ihnen befindlichen Muskulatur zurückziehen, verliert diese ihren intercostalen Charakter und bildet zusammenhängende, zwischen den letzten Rippen und dem Beckengürtel liegende Bogen. Aus der am meisten medianwärts, dicht neben der Wirbelsäule liegenden Portion entsteht auf ähnliche Weise und zugleich dadurch, dass die Intercostalmuskeln auf der Innenfläche der Rippen eine Wucherung erfahren, der M. quadratus lumborum. Dieser setzt sich gewöhnlich am dorsalen Ilium-Kamm oder auch, unter Distalwanderung seiner Insertion, am Trochanter externus femoris fest (Gadow); er gehört somit indirekt in das System der Intercostalmuskeln und ist bei verschiedenen Reptiliengruppen verschiedener Funktionen fähig.

Als innerste Schicht der Seitenbauchmuskeln tritt auch bei Reptilien ein Transversus abdominis auf; er entspringt genau wie bei Urodelen mit einer zackigen Linie von den Rippen und zwar von der Uebergangsstelle der Intercostales interni in die externi. Jenes Muskelstratum, welches medianwärts von jener Stelle, ventralwärts von den Rippen gelegen ist, gehört so wenig zu ihm, als wir dies bei den Urodelen annehmen konnten. Es ist vielmehr wie dort eine innerste Abspaltung des Obliquus internus und es können seine einzelnen Portionen nach Gadow am passendsten als Retrahentes costarum bezeichnet werden. Die hypaxionischen Muskeln der Halsgegend, wie z. B. der Rectus colli, sind auf ähnliche Weise entstanden zu denken (vergl. die Spaltung des Vorderendes der Seitenrumpfmuskulatur bei Urodelen und Gymnophionen).

Der Rectus abdominis, welcher bei den Lacertiliern, den Amphisbänen und Monitoren fest mit der Haut verwachsen ist, zerfällt bei den Reptilien in drei Portionen, die man nach Gadow als Pars ventralis, interna (Unterabtheilung der vorigen) und lateralis bezeichnen kann. Erstere, welche sich vom Hinterrand der Sternum und der letzten Sternalrippe zum Os pubis erstreckt, entspricht des inneren Abtheilung des Urodelen-Rectus. Beide Seitenhälften, welche in der ventralen Mittellinie unter Bildung einer Linea alba zusammenstossen, werden ventral von der Aponeurose des Obliquus externus, dorsal von derjenigen des Obliquus internus eingescheidet.

Nur als eine Abspaltung der eben betrachteten Pars ventralis ist die Pars interna des Rectus zu betrachten. Sie liegt, meistens ohne Myocommata, dorsal von jenem und erstreckt sich, an ihrer Innenseite in der Regel nur vom Peritoneum bedeckt, vom Becken in wechselnder Ausdehnung (oft bis zu den Brustrippen) nach vorne. Die meist ganz unsegmentirte, laterale Portion des Rectus endlich entspricht vollkommen der äusseren Abtheilung des fertigen Salamander-Rectus.

Ausser den genannten Muskeln ist es bei den Reptilien, insonderheit bei Schlangen, noch zur Differenzirung folgender weiterer, der dor-

salen Hälfte des Seitenrumpfmuskels entstammender Muskeln gekommen: Mm. longissimus, ileocostalis, interspinales, multifidi, semispinales (letztere zwischen den Dorn- und Gelenkfortsätzen), splenii, levatores costarum sammt den zu demselben System gehörigen Scaleni.

Allein im Schwanze der Reptilien sehen wir das primitive Verhalten der Seitenrumpfmuskulatur repetirt. Sie besteht hier aus zahlreichen, ineinander steckenden, metamer gewordenen Fleischkegeln von sehr spitzer Form und es lassen sich diese am besten zur Anschauung bringen, wenn man den Schwanz einer Eidechse, die längere Zeit im Spiritus gelegen hat, abbricht. Als Differenzirungsproducte der Schwanzmuskulatur sind der Ilio-, Ischio- und Pubi-caudalis, sowie der Lumbo-caudalis aufzufassen. Alle diese wirken als Beuger und Vorwärtszieher des Schwanzes und dazu kommt noch ein Levator caudae. In dieselbe Kategorie gehören auch die Muskeln des Afters und der Geschlechtsorgane.

Vögel.

Sie folgen bezüglich ihrer Stamm-Muskulatur im Wesentlichen den Reptilien, doch ist der ursprüngliche Charakter noch ungleich verwischter als bei letzteren, so dass ich einige Hauptpunkte hervorheben muss. Der letzte Grund davon liegt in der excessiven Entwickelung der Vorder-Extremitäten-Muskeln, welche nicht nur, so weit sie am Stamm entspringen, die Seitenrumpfmuskulatur in bedeutendem Grade überlagern, sondern auch in Folge der wahrhaft monströsen Entwicklung des Pectoralis major zu einer ausserordentlichen Verbreiterung und namentlich zu einer Verlängerung des Brustbeins nach rückwärts führen. Zugleich liegen die letzten Rippen meistens in der Nähe des Beckens, und so wirkt Alles zusammen, um den für die weichen Bauchdecken resp. die in sie eingebetteten Seitenbauchmuskeln bestimmten Raum sehr zu beschränken.

Der oberflächlichste Seitenbauchmuskel ist, wie überall, so auch hier, der Obliquus externus. Er stellt ein ungemein dünnes Muskelblatt dar, woran man eine vordere, costale, und eine hintere, lumbale Portion unterscheiden kann. Erstere entspringt meist fleischig mit 4—6 Zacken von den Processus uncinati, sowie von den Uebergangsstellen der sternalen und vertebralen Partie der 3—6 hinteren Rippen; sie besitzt einen nur mässig schief nach hinten und medianwärts gerichteten Faserverlauf und inserirt sich am hinteren und theilweise auch noch am seitlichen Sternalrand. Die hintere Portion entspringt von der, zwischen letzter Rippe und dem Os pubis ausgespannten Fascia lumbalis und strahlt medianwärts und ebenso gegen das Schambein zu in eine starke Aponeurose aus, welche mit der der anderen Seite in der ventralen Mittellinie zusammenfliesst. Sie bildet die äussere Scheide der medialen Portion des Rectus abdominis. Dieser Muskel besteht nämlich, wie ich sehe, aus zwei Abtheilungen, einer medialen und einer lateralen. Beide sind von den Reptilien ererbt anzusehen und auch bei Salamandern sind uns ja schon ähnliche Verhältnisse begegnet. Beide Portionen sind unsegmentirt und stellen sehr dünne, rein sagittal gefaserte, breite Muskelblätter dar, von denen das mediale genau da vom Sternum entspringt, wo die costale Partie des Obliquus sich ansetzt; nach rückwärts strahlt es in die oben beschriebene, an

das Schambein sich anheftende Aponeurose des Obliquus externus aus. Die laterale Rectusportion, welche man bis jetzt allgemein als Obliquus internus aufzufassen gewöhnt war, erstreckt sich vom Hinterrand des sternalen Theiles der letzten Rippe bis zum Schambein. Sie füllt aber diesen Raum nicht aus, sondern lässt nach oben gegen die Wirbelsäule einen Raum frei, welcher von der Fascia lumbalis und dem hintersten Theil des Obliquus eingenommen wird.

In der Regel liegen die eben geschilderten, beiden Rectusportionen in einem und demselben Niveau und sind nur durch eine schmale Spalte von einander getrennt (Columba, Corvus u. a.), hie und da aber, wie z. B. bei Falco buteo, schiebt sich die laterale eine Strecke weit über die mediale herüber und kommt so ventral von derselben zu liegen. Schlägt man beide gegen den Thorax zurück, so erscheint in seiner vollen Ausdehnung der von der ganzen Länge des Os pubis entspringende, durch seinen typischen, von hinten und unten nach oben und einwärts gerichteten Faserlauf charakterisirte Obliquus internus. Seine hinterste (oberste) Portion inserirt sich an die letzte Rippe, mit seiner Hauptmasse aber strahlt er in eine Aponeurose aus, welche den Rectus auf seiner dorsalen Seite scheidenartig umgibt und über die ventrale Mittellinie hinaus in die der andern Seite übergeht. Häufig stellt er kein continuirliches Stratum mehr dar, indem oft weite Spalträume zwischen den einzelnen Muskelbündeln getroffen werden, ja letztere hören oft mitten in ihrem Lauf wie abgeschnitten auf und beginnen, die frühere Richtung fortsetzend, wieder aufs Neue. Kurz Alles weist darauf hin, dass dieser Muskel in regressiver Metamorphose begriffen ist, ein Process, der bezüglich des Transversus abdominis bereits sein Ende erreicht zu haben scheint (Wiedersheim). Dieser ist nicht einmal mehr in Spuren nachweisbar.

Alle drei Bauchmuskeln wirken theils als Herabzieher der Rippen, also als Inspiratoren, oder als Compressoren der Bauchhöhle. Im Gegensatz zu den im Ganzen nur kümmerlich entwickelten Seitenrumpfmuskeln der Bauchregion, sind dieselben im Bereich des grossen Thorax unter der Form der Intercostales externi und interni um so besser entwickelt. Zwischen den vertebralen Stücken der Rippen kann man beide unterscheiden, zwischen den sternalen dagegen findet sich nur eine, den Intercostales externi homologe Schicht.

Zum erstenmal bei Vögeln tritt an der Innenfläche der Partes sternales costarum ein Triangularis sterni auf. Er entspringt beiderseits an der Innenfläche des oberen, seitlichen Brustbeinfortsatzes und geht in 3—6 Zacken zu den vordersten Rippen. Er wirkt, indem er die Rippen nach vorne zieht, als Erweiterer des Thorax, als Inspirationsmuskel. Ein Quadratus lumborum ist, wenn auch stets nur sehr schwach, entwickelt.

Was die dorsale Hälfte des Seitenrumpfmuskels anbelangt, so stellt dieselbe den niedrigeren Wirbelthieren gegenüber im Bereich des Rumpfes ein nur schwaches, dorsal und rechts und links von der Wirbelsäule liegendes Muskelstratum dar. Gegen das Hinterende des Körpers, in der Regio coccygea, sowie an der ganzen Länge des Halses ist dasselbe viel stattlicher entwickelt, ja es zeigt gerade an letztgenanntem Punkte eine so ausserordentlich reiche Differenzirung, wie sie uns sonst nirgends mehr in der Thierreihe entgegentritt. Daraus erklärt sich auch die bekannte, leichte Beweglichkeit des Vogelhalses. Man unterscheidet wie bei Reptilien einen Ileocostalis, einen in verschiedene

Unterabtheilungen zerfallenden Longissimus, einen innig mit ihm verschmolzenen, starken Biventer cervicis, einen Spinalis, Multifidus, Interspinales etc. Die eigentlichen Nackenmuskeln sind jedoch viel reicher differenzirt als bei Reptilien; man zählt einen Complexus, Trachelomastoideus, Rectus capitis posticus und lateralis.

Vortrefflich entwickelt sind die als Inspirations-Muskel fungirenden Levatores costarum und die in dasselbe System gehörigen Scaleni. Ueberhaupt scheint Alles darauf berechnet, dem hochentwickelten, den ganzen Organismus des Vogels tief beeinflussenden, ja geradezu dominirenden Respirations-System beziehungsweise dem Flugapparat eine grosse Zahl von Muskeln dienstbar zu machen, und darin liegt eine wesentliche Differenz gegenüber den Reptilien.

Die ganze übrige Organisation des Vogelkörpers erscheint, wie H. Strasser auf das Ueberzeugendste nachgewiesen hat, unter die Forderungen der Flugmaschine vollkommen untergeordnet. Die relative Vergrösserung des Flügels im Verhältniss zum Rumpfgewicht hat übrigens eine bestimmte Grenze, weil nach dem Gesetz des correlativen Wachsthums gleichzeitig die Gesammtgrösse des Körpers mit dem Gewicht und mit der Grösse des Flügels zunimmt. Mit zunehmenden Dimensionen steigert sich die Schwierigkeit des Fliegens überhaupt und allem Anschein nach ist die Grenze bei dem Kondor bereits erreicht. Die Fähigkeit des Fluges ist deshalb, wie paläontologische Funde beweisen, von kleineren Thieren (Archäopteryx, Ichthyornis) zuerst erreicht worden. Es handelt sich bei der phyletischen Herausbildung eines grösseren Fliegers im Interesse einer guten Flugkraft um folgende Anpassungserscheinungen: 1) Bei unveränderter Anordnung in Form der Muskeln, aber gleichmässiger Zunahme aller Dimensionen muss die Qualität der Substanz, im Sinne einer grösseren Spannungsfähigkeit sich ändern; 2) die Richtung der Fasern kann sich im Sinne einer grösseren Parallelstellung der Fasern zu einander umgestalten. Schlanke, lange Muskeln werden dadurch in kürzere und dickere verwandelt; 3) es wird die Zahl der Muskelfasern vermehrt; 4) die Hebelarme der Muskeln ändern sich, indem mit wachsenden Dimensionen die Muskeln relativ von dem Gelenke wegrücken. Diese vier Momente können sich auch in beliebiger Weise mit einander combiniren.

In die durch das Ab- und Auseinanderrücken der Muskeln entstehenden Lücken und Spalträume rücken dann die Luftsäcke, von denen beim Respirations-Apparat ausführlich die Rede sein wird, ein, eine Einrichtung, welche für die Entwickelung grösserer Flieger von entscheidender Bedeutung wird. Da nun jene Räume mit Nachbarhöhlen resp. mit den grossen Lufträumen im Innern der Brust communiciren und ohne nennenswerthen Widerstand in ihrer Form vergrössert und verkleinert werden können, so setzen sie den auseinander rückenden Muskeln so gut wie keinen Widerstand entgegen und erlauben so ein viel expansiveres Wachsthum der Theile, als dies bei flüssigen oder festeren Ausfüllmassen zwischen den Muskeln der Fall sein würde. Darin liegt also, um diesen fundamentalen Satz jetzt schon zu betonen, die Hauptbedeutung der Pneumatisation (Strasser).

Die hypaxionischen Muskeln, der Longus colli und der Rectus capitis anticus, erhalten eine der Länge des Halses entsprechende, grosse Ausdehnung. Letzterer bildet die Fortsetzung des ersteren und

dieser entspringt auf der Ventralfläche der vorderen Brustwirbel und spaltet sich beim Austritt aus der Brusthöhle in mehrere Portionen, welche sich an den Halswirbel bis zum Epistropheus hinauf inseriren. Der Rectus (major und minor) inserirt sich an der Basis cranii. Der Longus und Rectus sind Flexoren des Halses und Kopfes.

In ganz eigenartiger, einerseits mit dem rudimentären Charakter der skeletogenen Grundlage, andrerseits mit dem Copulations- und Fluggeschäft im Zusammenhang stehender Weise ist die Muskulatur der Schwanzgegend entwickelt. Ein Theil davon bildet die morphologische Fortsetzung der Mm. interspinales, während der andere, grössere Theil vom Becken oder den vorderen Schwanzwirbeln zu den hinteren Schwanzwirbeln und der Basis der Steuerfedern sich begibt. Eine dritte, nur aus einem, aber aus einem sehr langen Muskelpaar bestehende Portion erstreckt sich von der hinteren Extremität zum Steissbein (M. femoro-coccygeus).

Durch diese Muskeln können das Steissbein resp. die damit in Zusammenhang stehenden Steuerfedern nach oben, zur Seite und nach unten bewegt werden. Ausserdem erfährt die von einem mächtigen Constrictor umwickelte Glandula uropygii eine Compression, so dass die Entleerung ihres Sekretes dem Willen unterworfen ist.

Säuger.

Sie zeigen bezüglich ihrer Seitenrumpfmuskeln von den übrigen W.-Thieren keine principiellen Abweichungen und was die Differenzirung der dorsalen Hälfte betrifft, so stimmen sie sowohl nach Zahl als nach Anordnung der einzelnen Muskelpartien mit denjenigen der Vögel, beziehungsweise auch schon mit denjenigen mancher Reptilien (Saurier) überein oder zeigen doch nur untergeordnete, theils in regressivem Sinn zu deutende Modificationen. Dasselbe gilt auch für die hypaxionischen Muskeln.

Die das tiefste Stratum der Nackenmuskulatur repräsentirenden Mm. recti und obliqui stellen eine eigenthümliche Modification der Mm. spinales und interspinales dar. Der durch die beiden Obliqui jederseits erzeugte, medianwärts schauende Winkel oder mit andern Worten, der geknickte Lauf dieser beiden Muskeln ist dadurch erst secundär erworben, dass der ursprünglich direct zum Hinterhaupt gehende und über den Atlas nur lose wegstreichende Muskel sich schliesslich am Atlas inserirte. Indem sich gleichzeitig die Seitentheile des Atlas immer mehr lateralwärts ausdehnen, zerfällt der anfangs einheitliche Obliquus in einen Obliquus inferior und superior. Der Obliquus in seiner ursprünglichsten Form stellt mit dem Rectus einen einzigen Muskel da und wird erst dadurch von ihm als besonderer Muskel abgespalten, dass sich der Ramus posterior des I. Spinalnerven von vorne her zwischen beide einbohrt. (Aeby.)

Stets sind drei Seitenbauchmuskeln, ein Obliquus externus[1]), internus und transversus[2]) vorhanden. Sie strahlen nach abwärts gegen das Becken, sowie gegen die ventrale Mittellinie hin in

1) Nur bei Tupaia unter allen Säugern besitzt der M. obliquus externus Inscriptiones tendineae, also eine Segmentirung, ähnlich wie bei Urodelen und Sauriern.

2) Bei Talpinen und Soricinen umgreift die hinterste Partie des M. transversus scheidenartig den Mastdarm, wird also hier zu einem Visceralmuskel.

starke Aponeurosen aus, welche den Rectus abdominis einscheiden. Letzterer ist jederseits von der Linea alba nur einfach vorhanden, doch hat man Grund zu vermuthen, dass in ihm sowohl die mediale, als die laterale Partie des Urodelen-, Reptilien- und Vogel-Rectus enthalten sei.

Er besitzt eine wechselnde Zahl von Myocommata und zeigt insofern ein viel älteres, primitiveres Verhalten als der Rectus der Vögel. Vom horizontalen Schambeinast entspringend, erstreckt er sich über eine wechselnde Zahl von Rippen nach vorwärts, nie jedoch findet sich, wie bei Urodelen, ein continuirlicher Zusammenhang mit den axialen Halsmuskeln, dem Sterno-hyoideus und — thyreoideus etc. Letztere sind vielmehr stets durch das Brustbein resp. den Schultergürtel aus dieser, ihrer ursprünglichen Verbindung gelöst, ein Verhalten, das auch schon bei Reptilien und Vögeln zu beobachten ist. Bei manchen Säugern findet sich in der Fortsetzung des Rectus ein im Bereich des Thorax liegender Rectus thoracis lateralis, ein Rectus thoracis sowie ein Sterno-costalis (Humphry).

In manchen Fällen (Insectivoren) kommt es zu einer Durchkreuzung beider Recti kurz nach ihrem Ursprung, oder (Talpa, Myogale) kann sich jeder Rectus in zweil Bündel sondern, welche sich durchkreuzen, um nach vorne wieder zu verschmelzen[1]) (Leche).

Der Musculus pyramitalis, welcher in paariger Anordnung vom horizontalen Schambeinast, rechts und links von der Mittellinie entspringt, liegt ventral vom Ursprung des Rectus, zwischen ihm und der Aponeurose des Obliquus abdominis externus. In kräftigster Entwicklung finden wir diesen Muskel bei Monotremen und Beutelthieren, bei welchen er von dem ganzen inneren Rand der Beutelknochen entspringt und manchmal bis zum Sternum reicht. Mit der Verkleinerung resp. mit dem Verlust dieser Knochen unterliegt bei gewissen Beutlern und den höheren Säugern auch der Pyramidalis einer Reduction, resp. einem gänzlichen Schwund; er kann also mit Recht als der Muskel der Beutelknochen aufgeführt werden[2]).

Unter allen placentalen Säugethieren ist der Pyramidalis am kräftigsten bei Myogale pyrenaica entwickelt: er reicht hier bis nahe an den Processus xiphoideus des Brustbeins, wodurch er an sein Auftreten bei den aplacentalen Säugethieren erinnert; auch bei den übrigen Insectivoren scheint er relativ stattlich entwickelt (Leche). So weist auch diese Thatsache neben vielen andern auf die nahe Verwandtschaft hin zwischen den Insectivoren und den aplacentalen Säugethieren.

Bei allen übrigen Säugethieren, wie z. B. bei Carnivoren, Affen und dem Menschen tritt immer nur ein sehr rudimentärer Pyramidalis auf, auch kann er häufig fehlen oder nur einseitig entwickelt sein. Interessant ist, dass er bei Kindern verhältnissmässig grösser ist, als bei Erwachsenen (Henle).

Die beim Menschen und anthropoiden Affen nur selten entwickelten Mm. curvatores coccygis sind die Homologa der Sacrococcygei inferiores s. Depressores caudae der niederen Säuger. Auch sie sind als Differenzirungen der Seitenrumpf-Muskulatur zu betrachten.

---

1) Diese allmälig erworbene Durchkreuzung beruht auf der Reduction resp. dem Schwund der Schamfuge.

2) Nach O. Katz wären die Beutelknochen aus Ossificationen einer Sehne des M. pyramidalis hervorgegangen.

Muskeln des Visceral-Skeletes und Kopfes.

Während die weitaus grösste Masse der Rumpfmuskulatur aus den Somiten hervorgeht, stammt die (gesammte?) Muskulatur des Visceralskeletes (Kiemen- und Kiefermuskeln) aus den Seitenplatten (van Wyhe) und dies gilt auch für die Augenmuskeln (Dohrn). In Folge dieses Umstandes werden wir auch ganz eigenthümliche Verhältnisse der Kopfnerven gegenüber den Rückenmarksnerven erwarten dürfen.

Die eigentlichen Kopfmuskeln zerfallen in **mimische** und in **Kiefermuskeln.**

Die Muskeln des Kiemenbogen-Zungenbein-Apparates haben im Gegensatz zu ihnen die Beweise ihrer Zusammengehörigkeit mit dem ventralen System der Rumpfmuskulatur, d. h. mit den Recti abdominis, in viel deutlicherer Weise bewahrt.

Fische.

Bei Amphioxus noch kaum angedeutet (vergleiche das bei den Stammmuskeln darüber Mitgetheilte), findet sich bei Cyclostomen im Bereich des Kopfes eine reich entwickelte Muskulatur. Gleichwohl aber ist dieselbe dem eigenthümlichen Schädelskelet und Kiemenkorb, sowie dem Saug-Apparat entsprechend in ganz besonderer Art und Weise umgestaltet, so dass sie auf die übrigen Wirbelthiere in direkter Weise nicht übertragbar ist, sondern eine fast gänzlich isolirte Stellung einnimmt.

Die symmetrisch angeordneten Kiemenmuskeln von Ammocoetes laufen alle quer, keine einzige Faser überschreitet die ventrale oder dorsale Mittellinie. Sie zerfallen in ein äusseres, der Innenfläche des Kiemenkorbes ringförmig anliegendes Stratum und in isolirte Muskeln, welche in jeder Kiemenscheidewand an dem äusseren Rand der Kiemenplättchen liegen (Schneider).

Die Muskeln der Mundhöhle bestehen aus Quer- und Längsfasern.

Bei Petromyzonten treten in dem neu entstehenden, praenasalen Kopftheil neue Muskeln auf; die Muskeln des Velums und der Mundhöhle von Ammocoetes gehen unter. Die dem Saug-Geschäft vorstehende, äusserst complicirte Muskulatur besteht jederseits aus zwei, nach aussen von der Mucosa oris liegenden Längsbündeln, und diese werden nach aussen von einer Schicht vorzugsweise querlaufender Fasern umhüllt. Diese beiden Systeme werden nun von einem dicken, seiner grössten Fasermasse nach radiär zur Längsaxe liegenden Muskelstratum umhüllt; zwischen ihr Vorder- und Hinterende ist die in der ventralen Mittellinie und nach innen von den Kiemenmuskeln liegende Zunge eingelassen (A. Schneider).

Nur sehr wenige Visceral-Muskeln der Cyclostomen lassen sich mit denjenigen der übrigen Fische sicher homologisiren. Dies gilt z. B. für den Palato- und Copulo-ethmoidalis und den Cranio-hyoideus der Myxinoiden, sowie für den Spinoso-copularis der Petromyzonten. Alle diese gehören in das System des Constrictor superficialis dorsalis der Selachier. Auch finden sich bei Myxinoiden Muskeln, die zweifellos in das System der Mm. interarcuales und Adductores

arcuum branchialium der Selachier zu rechnen sind (P. Fürbringer). Alle übrigen Muskeln des Kopfskeletes der Cyclostomen, wie diejenigen des Schlundsegelapparates, des Tentakelkranzes, des praenasalen Plattenapparates, der Zunge und ihrer Stützknorpel sind als den übrigen Vertebraten fremde Bildungen zu betrachten.

Die Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische hat von Seiten B. Vetters eine ausgezeichnete Bearbeitung erfahren und ich folge im Wesentlichen seiner Darstellung. Vetter unterscheidet bei Selachiern, Chimären und Ganoiden vier Gruppen oder Systeme:

1) **Oberflächliche Ringmuskeln.**
2) **Obere Zwischenbogenmuskeln.**
3) **Mittlere Beuger der Bogen.**
4) **Ventrale Längsmuskeln.**

Letztere nehmen den drei ersten gegenüber, welche enger zusammengehören, eine selbständigere Stellung ein.

Die oberflächliche Ringmuskulatur zerfällt wieder in einen Constrictor superficialis im engeren Sinn und nach vorne davon in einen Levator maxillae, ferner in einen Kiemenscheidewandmuskel (M. interbranchialis) und nach hinten in den M. trapezius (Vorwärtszieher des Schultergürtels). Der gesammte, von Rücken- und Hinterhauptsfascie entspringende Constrictor wird von vorne nach hinten vom Ramus mandibularis Trigemini, vom Facialis, Glossopharyngeus und endlich vom Vagus versorgt. Er verengert die gesammte Mund- und Kiemenhöhle und schliesst die Kiemenspalten; die einzelnen Portionen für sich können den Oberkiefer sammt dem Zungenbein oder die Kiemenbogen heben, die Unterkieferäste einander nähern und den Boden der Mund- und Kiemenhöhle heben (Fig. 194, *Add*, *Co*, *Co*).

Die oberen Zwischenbogenmuskeln verbinden sowohl die obersten Gliedstücke eines und desselben Kiemenbogens unter einander als auch mit denen des nächst vorderen Bogens; sie gehören in das Innervirungsgebiet des Vagus und lassen sich ihrer physiologischen Bestimmung entsprechend als Adductores arcuum branchialium bezeichnen. Am gleichartigsten erscheint diese Muskelgruppe bei Heptanchus.

Die mittleren Beuger der Bogen liegen, vom Glossopharyngeus und Vagus versorgt, zum grössten Theil an der Innenseite sämmtlicher, vollständig ausgebildeter Kiemenbogen, zwischen deren Mittelstücke sie ausgespannt sind. Der vorderste von ihnen, welcher weitaus am mächtigsten entwickelt ist, entspringt vom Palato-quadratum, sowie am Boden und an der Vorderwand der Orbita, er inserirt sich am Unterkiefer und wird vom Mandibular-Ast des Trigeminus versorgt. Er wirkt als Adductor mandibulae, ist aber den übrigen Adductores arcuum branchialium nicht homodynam, sondern vielmehr den gesammten Muskeln eines oder mehrerer Visceralbogen. Ueberhaupt bietet er Verhältnisse dar, die ihm eine durchaus isolirte Stellung anweisen (A. Dohrn).

Die am Boden der Mundhöhle angeordnete ventrale Längsmuskulatur ist, wie oben schon bemerkt, als die morphologische Fortsetzung der ventralen und erst secundär zum Visceralskelet in Beziehung tretenden Stammmuskeln, also des bei Fischen gewissermaassen noch latenten Rectussystemes anzusehen. Wie letzteres besitzt auch sie eine wechselnde, nach vorne zu immer spärlicher werdende Zahl von Myocommata und liegt vollkommen in deren Axenverlängerung zwischen dem Vorderrand des Schulterbogens und der Mandibula resp. dem

Hyoid. Danach kann man einen M. coraco-mandibularis und coraco-hyoideus unterscheiden. Letzterer liegt genau an der Medianlinie und kann, von dem mehr dorsal liegenden Coraco-hyoideus sich abspaltend, eine sehr grosse Selbständigkeit erlangen. Der Coraco-hyoideus ist ungleich mächtiger entwickelt und zerfällt in eine hohe (ventrale) und eine nicht deutlich davon abgesetzte, tiefe (dorsale) Schicht. Jene strahlt gegen das Basi-Hyale aus und zeigt hie und da in der Mittellinie ein Chiasma der Muskelfasern. Die tiefe dagegen erreicht die Basi-branchialia sämmtlicher Kiemenbogen (Musculi coraco-branchiales).

Die ganze ventrale Längsmuskulatur wird von dem I. und II. Spinalnerven, welche dem Hypoglossus der höheren Wirbelthiere entsprechen, versorgt.

Die Verhältnisse bei Chimära lassen sich im Allgemeinen, namentlich unter Berücksichtigung der homologen Nervenquellen, auf diejenigen der Squaliden zurückführen, doch sind in Folge der Reduction der Kiemenbogen und des mit dem Schädel verwachsenen Quadratums nicht unbedeutende Modificationen eingetreten. So lässt sich z. B. die Zusammengehörigkeit der einzelnen Portionen des Constrictor superficialis nur noch aus Homologie-Schlüssen erkennen, ferner machen sich Abspaltungen in eine hohe und tiefe Portion bemerklich, wie z. B. beim Trapezius etc. Das ventrale Längsmuskelsystem stimmt fast bis ins Einzelne mit demjenigen der Selachier überein.

Auch bei Acipenser sturio sind die Skeletverhältnisse für die Muskulatur von schwerwiegender Bedeutung. Wir begegnen hier bekanntlich einerseits einer bedeutenden Rückbildung und einer Loslösung des Kieferapparates vom übrigen Schädel, andrerseits einer complicirten Entwicklung des Suspensorial-Apparates des Unterkiefers. Gleichwohl existiren im Ganzen übereinstimmende Verhätnisse mit Chimära und auch mit den Selachiern, doch ist an keine direkte Ableitung weder von hier noch von dort zu denken, vielmehr muss man dabei einen, zwischen beiden die Mitte haltenden Zustand als Ausgangspunkt im Auge behalten (Vetter). Dies gilt vor Allem hinsichtlich der Mm. interbranchiales, interarcuales ventr., levatores arcuum branch. und der Mm. coraco-arcuales anteriores und posteriores. Mit der eigenthümlichen Entwicklung des Hyomandibulare steht im Zusammenhang der mächtige, an der Unterfläche des knöchernen Schädeldaches sowie in der Orbita entspringende Protractor hyomandibularis, während andrerseits die dürftige Entwicklung des Adductor mandibulare auf die Reduction des Kieferapparates zurückzuführen ist.

Die Labial- und Kopfmuskeln der Selachier gehen dem Stör vollkommen ab.

So wenig die Teleostier unter sich bezüglich der Kiefer-Kiemenmuskulatur zu differiren scheinen, so gross ist die Kluft, die sie von den Selachiern und Ganoiden trennt.

So fällt z. B. in Folge des reich differenzirten, knöchernen Schädels das System des Constrictor superficialis fast so gut wie ganz weg. Wenigstens haben sich keine, irgendwie eine einheitliche Gruppe vorstellende, Reste, sondern nur undeutliche, je nach Lage und Beweglichkeit der Skelettheile ausserordentlich variable Rudimente davon erhalten. Man muss überhaupt eine ganz andere Zusammenstellung der einzelnen Muskelgruppen treffen (Vetter) und diese wird sich folgendermaassen gestalten:

1) **Kiefermuskulatur** (Adductor mandibulae).
2) **Muskeln an den dorsalen Enden der Visceralbogen.**
   a) Muskeln des Kiefer- und Hyoidbogens.
   b) Muskeln der Kiemenbogen.
3) **Muskeln an den ventralen Enden der Visceralbogen.**
   a) Muskeln des Kiefer- und Hyoidbogens.
   b) Muskeln der eigentlichen Kiemenbogen.
   c) Muskeln der unteren Schlundknochen.
4) Ventrale Längsmuskulatur (Sternohyoideus).
5) Kopf-Schultermuskulatur (Trapezius).

Der bei Selachiern noch einheitliche Adductor mandibulae zerfällt bei Teleostiern in drei Portionen, eine tiefe und zwei hohe. Erstere ist als vom Quadratum und Metapterygoid entspringend und am Meckel'schen Knorpel sich inserirend unschwer als das eigentliche Homologon des Selachier-Adductors zu erkennen. Die anderen, vom Symplecticum, Hyomandibulare, Praeoperculare und wohl auch vom Postfrontale und Squamosum entspringenden Portionen sind secundäre Differenzirungen jener tiefen Portion. Sie inseriren sich am Articulare und Dentale und werden, wie auch die tiefe Portion, vom Ramus III. Trigemini versorgt. Die Wirkung des gesammten Muskel-Complexes besteht in Hebung, Adduction und Rotation des Unterkiefers um seine Längsachse[1]).

Die Muskeln an den dorsalen Enden der Visceralbogen zerfallen in einen Levator arcus palatini und operculi, sowie in einen Adductor arcus palatini, hyomandibularis und operculi, endlich in einen Dilatator operculi.

Der Levator arcus palatini und der Dilatator operculi werden vom dritten Trigeminus-Ast, alle übrigen Muskeln vom Facialis versorgt; die beiden ersteren entsprechen somit der vordersten Portion des Constrictor superficialis der Selachier, die letzteren der zweiten Portion dieses Muskels. Wäre ein Spritzloch vorhanden, so müsste es zwischen jenen beiden Muskelgruppen hindurchgehen.

Was die Muskeln an den ventralen Enden der Visceralbogen betrifft, so unterscheidet man Levatores arcuum branchialium externi und interni, interarcuales ventrales und dorsales, einen Retractor arcuum branchialium und einen M. intermandibularis. Letzterer ist als ein Homologon der vordersten, ventralen Constrictorportion der Selachier zu betrachten; er wird vom Trigeminus und Facialis versorgt. Die Mm. interarcuales dorsales repräsentiren die letzten Reste der Mm. interbranchiales der Selachier; sie sowohl wie der Retractor arcuum br. werden vom Vagus innervirt und dieser Nerv sammt dem Glossopharyngeus versorgt auch die Mm. interarcuales ventrales, sowie die Levatores arcuum branchialium externi und interni.

In der Gestaltung der ebenfalls vom Vagus versorgten Muskeln der unteren Schlundknochen zeigen alle Teleostier eine bemerkenswerthe Gleichförmigkeit. Diese ganze Muskel-Gruppe, welche den gesammten Kiemenkorb theils nach vorne und unten, theils die Schlundknochen nach aussen, hinten und unten zu ziehen, theils dieselben einander zu nähern vermag, hat keine direkten Homologieen bei Selachiern

---

1) Als secundäre Erwerbungen sind jene mächtigen zu den Barteln der Siluroiden tretenden Muskeln aufzufassen.

und Chimären, gleichwohl aber muss er aus Theilen des allgemeinen Constrictors hervorgegangen sein. Man unterscheidet folgende einzelne Muskeln: einen M. pharyngo-hyoideus und -arcualis, einen Pharyngeus transversus und Pharyngo-claviculares externi und interni.

Der einzige Vertreter des bei Selachiern so reich entwickelten Systems der ventralen Längsmuskeln ist der Sterno-hyoideus.

Er stellt theilweise eine direkte Fortsetzung der Bauchmuskulatur dar, theils entspringt er vom ventralen Abschnitt des Schultergürtels. Er besitzt Myocommata, wird von den beiden ersten Spinalnerven versorgt und inserirt sich am Uro-hyale. Er zieht Zungenbein und Unterkiefer nach rückwärts oder den Schultergürtel nach vorwärts, ist also Antagonist des Adductor mandibulae und theilweise auch des Geniohyoideus. Letzterer Muskel sowie der Hyohyoideus entspringen vom Keratohyale, werden vom Trigeminus und Facialis versorgt und entsprechen somit der zweiten Portion des Constrictor superficialis der Selachier. Dem entsprechend gehören sie eigentlich in jene Muskelgruppe, welche sich an den ventralen Enden der Visceralbogen findet.

Ein dem Trapezius der Selachier und Chimären vergleichbarer Muskel fehlt den Knochenfischen, denn der vom Kopf zum Schultergürtel tretende, von Spinalnerven versorgte Muskel ist jenem nicht homolog, sondern eine Neubildung, deren Anfänge übrigens schon bei Selachiern zu beobachten sind (Vetter).

Amphibien.

Es ist a priori zu erwarten, dass die Muskulatur des Visceralskeletes bei kiemenathmenden Amphibien reicher entwickelt ist, als bei lungenathmenden. Dort werden wir also primitiveren, an niedrigere Formen sich anschliessenden, hier dagegen modificirten resp. reducirten Verhältnissen begegnen.

Was zunächst die Verhältnisse bei Salamander-Larven oder bei Siredon pisciformis betrifft (Fig. 205), so sieht man nach Abnahme der äusseren Haut am Boden der Mundhöhle einen zwischen beiden Mandibularhälften sich ausspannenden, membranartigen, quergefaserten Muskel, der sich sofort als letzter Ueberrest der ventralen Hälfte des Constrictor superficialis der Selachier documentirt. Er findet sich auch schon bei letzteren, sowie bei Ganoiden in typischer Ausprägung und wird überall vom Ramus III Trigemini, sowie vom Facialis versorgt. Dieser doppelten Nervenquelle entsprechend zerfällt er bei sämmtlichen Urodelen in zwei Portionen, eine vordere und eine hintere, den Mylohyoideus anterior und posterior aut. (Fig. 205 *Mh* *Mh*[1]).

Dieser Muskel, welcher sich in ähnlicher Anordnung auch bei den Dipnoërn und bei sämmtlichen übrigen höheren Wirbelthieren bis zum Menschen hinauf findet, steht in wichtigen Beziehungen zum Athmungs- und Deglutitionsgeschäft, insofern er, nach Art eines Prelltuches wirkend, den Boden der Mundhöhle hebt und so den Inhalt derselben an den Gaumen anpresst und schliesslich nach hinten befördert. Bei Salamanderlarven und Perennibranchiaten hat seine vom ersten Kiemenbogen sowie von der Halsfascie und der Kiemenhaut entspringende Pars posterior noch die Nebenwirkung, den ersten Kiemenbogen medianwärts

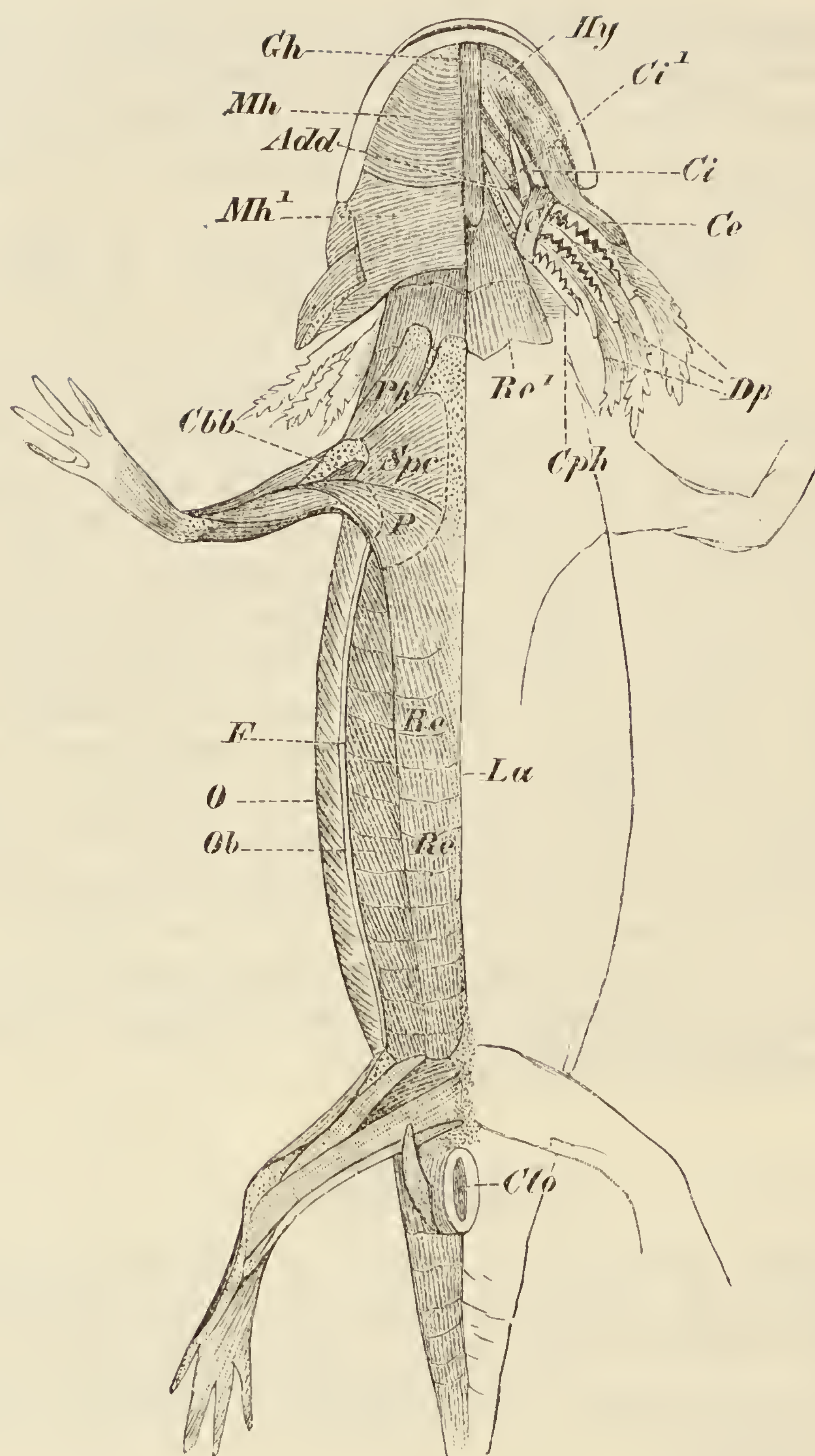


Fig. 205. Die gesammte Muskulatur von Siredon pisciformis von der Ventralseite. *O* äusserstes Stratum des Obliquus externus, bei *F* in die Fascie ausstrahlend, welche hier durchschnitten ist, *Ob* zweites Stratum desselben Muskels, *Re* Rectus abdominis bei *Re*¹ in die Visceralmuskulatur (Sterno-hyoideus) und bei *P* in den Pectoralis major ausstrahlend. *Mh*, *Mh*¹ Vordere und hintere Portion des Mylohyoideus, welcher in der Mittellinie durchschnitten ist, so dass hier die eigentliche Visceralmusculatur frei zu Tage liegt. *Ce*, *Ci* Keratohyoideus externus und internus. Ersterer befestigt sich am Hyoid (*Hy*). *Add* Adductor arcuum branchialium, *C* Constrictor arcuum branchialium. *Cph* Vom hintersten Kiemenbogen entspringende Portion des Constrictor pharyngis. *Dp* Depressores branchiarum, *Gh* Genio-hyoideus, *Ph* Procoraco-humeralis, *Spc* Supracoracoideus, *Cbb* Coracobrachialis brevis, *Clo* Cloake, *La* Linea alba abdominis.

an die drei folgenden anzudrücken und so die Kiemenspalte zu schliessen (J. G. Fischer).

Diese Darstellung des M. mylohyoideus gilt fast wörtlich auch für die ungeschwänzten Batrachier, nur dass hier die hintere Portion lange nicht so deutlich von der vorderen abgesetzt ist (Fig. 206 *Mh Mh*¹). Andrerseits besitzen sämmtliche Anuren einen, vorne im Winkel zwischen beiden Unterkieferhälften liegenden Muskel (M. submentalis, Ecker), der als Adductor der letzteren aufzufassen ist (*Sm*). Wahrscheinlich repräsentirt er nur eine selbständig gewordene Portion des Mylohyoideus anterior; er wird

wie dieser vom Trigeminus versorgt. Von den Urodelen besitzen ihn nur Menopoma und Cryptobranchus (J. G. Fischer).

Schneidet man den Mylohyoideus und den Submentalis durch, so erscheint rechts und links von der ventralen Mittellinie die direkte, noch mit Myocommata versehene Vorwärtsverlängerung der ventralen Stammmuskulatur, nämlich der Sterno-hyoideus und nach vorne davon der Geniohyoideus (Fig. 205, Re^1, *Gh*). In der primitivsten Anlage, wie z. B. beim Axolotl, stellt letzterer nur eine von der ventralen Fläche des Sterno-hyoideus abgespaltene Muskellamelle dar, ja bei Amphiuma bildet er, wie bei Dipnoërn, geradezu eine direkte Fortsetzung der oberflächlichen Schicht des grossen Bauchmuskels. Dieser direkte Zusammenhang zwischen beiden ist sogar noch bei Anuren wenigstens durch einige Fasern angedeutet. Auf seinem Zuge nach vorwärts wird der Sterno-hyoideus, nachdem er sich am Herzbeutel festgesetzt hat, lateralwärts von dem stets sehr schlanken, bandförmigen M. omohyoideus[1]) verstärkt. Dieser Muskel entspringt von der Ventralfläche der knöchernen Scapula nahe der Gelenkpfanne und beide zusammen inseriren sich, falls es vorhanden, am Os thyreoideum, oder — und dies gilt auch für sämmtliche Anuren — an der Zungenbeinplatte resp. in dem nach hinten offenen Winkel, den der erste Kiemenbogen mit jener bildet. Von hier aus entspringt dann der Geniohyoideus, welcher, mit der Ventralfläche des Bodens der Mundhöhle und des Hyoids enge verwachsen, nach vorne zieht, um sich rechts und links von der Symphysis mandibulae zu inseriren.

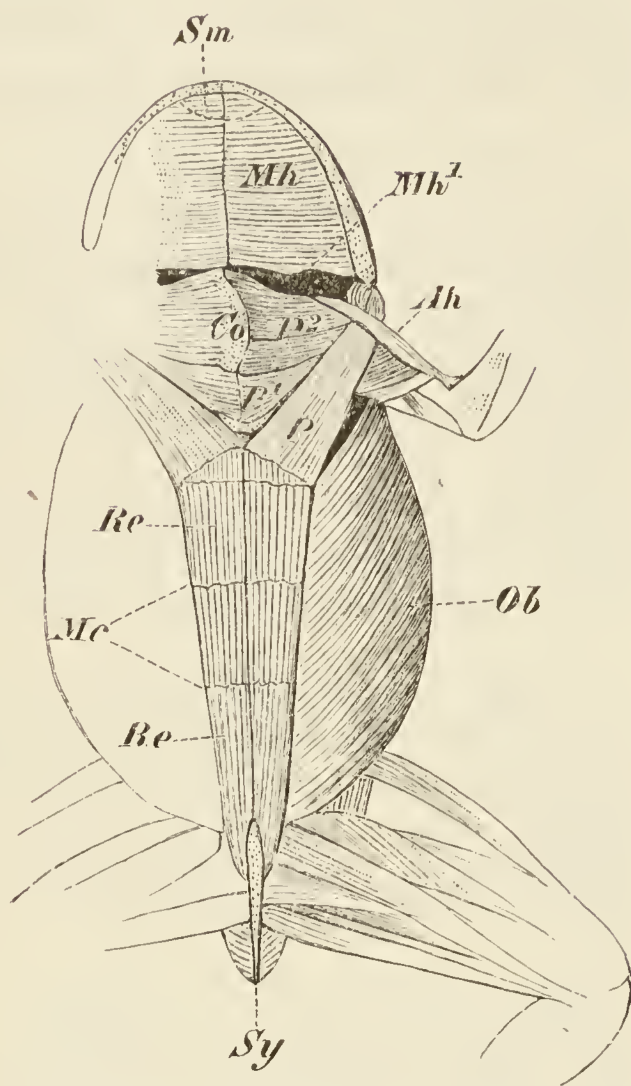


Fig. 206. Die Stammmuskulatur von Bufo viridis. *Re*, *Re* Rectus abdominis, *Mc* Myocommata desselben, *Ob* Obliquus abdom. externus, P—P^2 Pectoralis major und Coraco-radialis proprius, *Ah* Acromio-humeralis, *Mh*, Mh^1 Mylohyoideus, *Sm* Submentalis, *Co* Medialer Rand des Coracoids, *Sy* Symphysis pubis.

Bei Anuren, so wenigstens bei Bufo viridis, ist ausser dem oben beschriebenen Geniohyoideus jederseits noch ein zweiter Muskel vorhanden, der denselben Namen verdient. Er zieht medianwärts vom vorigen und entspringt nicht wie dieser seitlich am Zungenbeinkörper, sondern liegt ventral vom Sternohyoideus und fliesst, die hintere Circumferenz des Zungenbeinkörpers, sowie die proximalen Hälften der zapfenartigen Anhängsel desselben schleuderartig umgreifend, mit dem der andern Seite

1) Während Gegenbaur den Omohyoideus mit in das System der ventralen Halsmuskulatur, also zum Sternohyoideus etc. rechnet, sieht Albrecht in ihm einen letzten Rest der bei Fischen ausserordentlich entwickelten inneren Interbranchial-Muskulatur, und die Zwischensehne des Omohyoideus ist wahrscheinlich der letzte Rest eines fünften Kiemenbogens (?).

continuirlich zusammen. Vorne endet er rechts und links dicht neben der Symphysis mandibulae, medianwärts vom eigentlichen Geniohyoideus. Er kann als Protractor des Zungenbeinapparates bezeichnet werden.

Der Sterno-hyoideus sowohl, wie der Omo- und Genio-hyoideus sind als alte Erbstücke der ventralen Längsmuskulatur der Fische zu betrachten und erhalten dementsprechend auch dieselben Nervenquellen, nämlich den Spinalis I und II. Was die Wirkung des Sterno-hyoideus betrifft, so wird er den gesammten Zungenbein-Kiemenbogen-Apparat nach hinten ziehen und indem dadurch eine Austiefung des Schlundes, mit andern Worten: die Schaffung eines luftverdünnten Raumes erfolgt, kann der atmosphärische Druck Luft oder Wasser in denselben eintreiben. Der Sterno-hyoideus wirkt somit als wichtigster Inspirationsmuskel der Amphibien (J. G. Fischer).

Der Genio-hyoideus wird, je nachdem der Unterkiefer fixirt ist, oder nicht, den Zungenbein-Kiemenbogen-Apparat, sammt dem Herzen nach vorwärts oder den Unterkiefer herabzuziehen, den Mund also zu öffnen im Stande sein. Der Genioglossus stellt bei Urodelen einen nur sehr kurzen, dorsal vom Submentalis liegenden Muskel vor; er entspringt ganz vorne im Unterkieferwinkel und strahlt nach hinten in die Zunge aus. Dass er sich aus dem Vorderende des Hyoglossus herausdifferenzirt hat, beweisen mir die Befunde an Anuren, indem man hier (Bufo viridis) den direkten Zusammenhang zwischen beiden noch aufs Deutlichste nachzuweisen vermag. Der Genioglossus gleitet hier in einer, ebenfalls mit dem Hyoglossus im Zusammenhang stehenden Muskelscheide, welche sich aus schief gerichteten, von einer medialen Raphe entspringenden Fasern componirt.

Der Musculus hyoglossus fehlt den Perennibranchiaten und Derotremen, kommt aber den Salamandrinen und Anuren zu. Bei den ersteren stellt er die direkte Vorwärtsverlängerung des Rectus abdominis lateralis dar. Dieser Muskel gelangt, den Herzbeutel seitlich umgreifend, dorsal vom Sterno- und Genio-hyoideus zum Kiemenbogen-Apparat, schlüpft durch die Spalte zwischen Keratobranchiale I und II hindurch und strahlt dorsalwärts vom Kiemenbogenapparat in die Zunge aus.

Wesentlich anders liegen die Verhältnisse bei Anuren. Bei Bufo viridis z. B. inserirt sich der gesammte Rectus abdominis in Form des von beiden Seiten nahe zusammenstossenden Sterno-hyoideus auf der Ventralseite des Zungenbeinkörpers, von einer direkten Verlängerung nach vorne in die Zunge hinein ist keine Rede. Wir sehen hier vielmehr eine gesonderte Muskulatur auftreten, welche, dorsal von dem zweiten Genio-hyoideus gelagert, in paarigem Ursprung die beiden hinteren, zapfenartigen Anhängsel des Zungenbeinkörpers dicht umwickelt und dann von beiden Seiten in der ventralen Mittellinie zu einem unpaaren Muskelstrang zusammenfliesst. Letzterer drängt sich im Laufe nach vorwärts zwischen den beiden Hyoiden hindurch und strahlt unter scharfer Umbiegung nach hinten und zugleich dorsalwärts fächerförmig gegen den hinteren freien Rand der Zunge aus.

Wie sich aus seinem Vorderende der Genioglossus herausdifferenzirt, habe ich oben schon erwähnt und ich will an der Hand dieses Beispieles nur kurz noch einmal darauf hinweisen, wie wenig die physiologischen Beziehungen auf die morphologische Bedeutung eines Muskels Licht zu werfen im Stande sind. So sind hier zwei Antagonisten,

ein Retractor (Hyo-glossus) und ein Protractor linguae (Genio-glossus) aus einem und demselben System hervorgegangen! Der Beweis ihrer ursprünglichen Zusammengehörigkeit liegt durch die ganze Wirbelthier-Reihe hindurch in der gemeinsamen Nervenquelle (Hypoglossus). So bildet also der Genioglossus das letzte, vorderste Ende der ventralen Rumpfmuskulatur der Wirbelthiere (Wiedersheim).

Was nun die **Muskeln des Zungenbeines und der Kiemenbogen** betrifft, so kann man sie bei Perennibranchiaten und Salamanderlarven nach Analogie der Fische in eine ventrale und dorsale Gruppe zerfällen; bei erwachsenen Salamandern und Anuren schwindet letztere und nur die ventrale persistirt.

Bei sämmtlichen Urodelen existirt an der Ventralseite des Zungenbein-Kiemenapparates ein von Bogen zu Bogen sich spannendes, im Wesentlichen der Längsrichtung des Thieres folgendes Muskelsystem. Am constantesten findet sich ein, von der Ventralfläche der vorderen Partie des Hyoids entspringender und auf die Dorsalfläche des Epibranchiale I übergreifender Zug, den man mit M. keratohyoideus externus bezeichnet. Er hüllt in der Regel das ganze Epibranchiale I bis zu dessen hinterer freier Spitze ein und kann unter Umständen (Spelerpes fuscus) eine ausserordentlich reiche, röhrenartige Entwicklung erfahren.

Beim Axolotl fliesst die hinterste, seitlich am Hals sich emporkrümmende Portion mit dem Digastricus mandibulae continuirlich zusammen (Fig. 200, 201, *Ce*). Der Keratohyoideus externus kann einerseits das vordere Ende des Hyoids (*Hy*) nach abwärts ziehen und so als Erweiterer der Mundhöhle die Wirkung des Sternohyoideus (s. oben) verstärken, andrerseits wird er, wenn das Hyoid durch den M. hyomandibularis fixirt ist, den ganzen Kiemenbogen-Apparat nach vorwärts zu stossen im Stande sein. Wie stark er in dieser Beziehung zu wirken vermag, zeigen die Spelerpes-Arten, wo die Zunge so weit wie beim Chamaeleon aus der Mundhöhle hervorgeschossen werden kann (Wiedersheim). Bei Perennibranchiaten und Salamanderlarven findet sich ein dem vorigen Muskel der Lage nach sehr ähnlicher Muskel, der Keratohyoideus internus. Er entspringt beim Axolotl vom medialen Ende des Kerato-hyale und spaltet sich im Lauf nach rückwärts in zwei Schenkel, wovon sich der eine am medialen Ende des Epibranchiale I inserirt, während der andere, medianwärts liegende, direkt in den Constrictor arcuum branchialium übergeht (Fig. 201, *Ci*, *Ci*[1]).

Nach rückwärts und einwärts von ihm trifft man beim Axolotl einen ähnlich gestalteten Muskel, den Adductor arcuum branchialium. Er entspringt seitlich von der Fascie des Vorderendes vom Sterno-hyoideus und setzt sich, nach aussen und hinten laufend, an den medialen Enden des Epibranchiale II und III fest (Fig. 201, *Add*).

Einen, den beiden letzten entgegengesetzten Lauf nimmt der vom hinteren Rand des medialen Endes vom vierten Epibranchiale entspringende Constrictor arcuum branchialium (Fig. 201, *C*). Dieser breite, gurtartige Muskel umgreift sämmtliche Epibranchialia von der Ventralseite, inserirt sich an allen, geht, wie oben bemerkt, mit einem Theil seiner Fasern in den Kerato-hyoideus internus über und endigt am medialen Ende vom Epibranchiale I.

Alle die drei letztgenannten Muskeln, sowie der nur den Perennibranchiaten zukommende M. protractor arcus ultimi (J. G. Fischer)

gehören in ein System zusammen und werden vom Glossopharyngeus und Vagus versorgt; sie sind auf die Kiemenmuskeln der Fische nicht direkt zurückführbar, sondern stellen neue Erwerbungen dar.

Bei den Perennibranchiaten finden sich bezüglich dieser 3 Muskeln dem Axolotl gegenüber nur untergeordnete Differenzen, die wir füglich bei Seite lassen können.

Die dorsalen Muskeln des Kiemenbogen-Apparates, welche sich nur bei Siredon pisciformis, Perennibranchiaten und Derotremen finden, lassen sich in zwei Abtheilungen sondern, wovon die eine die Kiemenbogen, die andere die Kiemenbüschel bewegt. Erstere besteht nur aus den Levatores arcuum branchialium. Diese Muskeln entspringen von der Nacken- und Hinterhauptsfascie, sowie von der Gehörkapsel und zwar entweder in Form einer zusammenhängenden Masse, die sich erst gegen jedes Epibranchiale zu in einzelne Portionen spaltet, oder sind letztere schon von Anfang an getrennt. Sie inseriren sich an der Vorderfläche des ersten Epibranchiale, sowie an den Spitzen der übrigen drei Epibranchialia; man kann somit von einem Levator arcus primi, secundi etc. reden (Fig. 200, *Lv*). Die Levatores arcuum sind einerseits Oeffner der Kiemenspalten (Exspirationsmuskeln), andrerseits vermögen sie durch Emporziehen des Kiemenkorbes den Schlund zu verengern und unterstützen so die Wirkung der Constrictores pharyngis, zu denen sie so wie so durch die gemeinsame Nervenquelle (Vagus) in naher Beziehung stehen. Beide gehören in ein System.

Die **Constrictores pharyngis** (M. petro-hyoidei Ecker), welche gewissermaassen eine Fortsetzung des Mylohyoideus auf den Rachen repräsentiren, finden sich bei sämmtlichen Amphibien wohl entwickelt. Bei Urodelen kann man dem doppelten Ursprung nach zwei unterscheiden. Der eine, vordere, welcher noch einmal in zwei Portionen zerfallen kann, entspringt von der Innenfläche des letzten Kiemenbogens (Fig. 201, *Cph*), der andere, hintere (Fig. 200 *Cph*) von der Nackenfascie unmittelbar hinter den Levatores arcuum. Sie umgreifen die Ventralfläche des Schlundes und gehen so direkt in diejenigen der andern Seite über; theilweise strahlen sie, nach vorne und hinten in die Längsrichtung übergehend, in die Schlundwand aus. Bei Anuren zerfällt der Muskel in drei (Bufo) oder vier (Rana) Portionen, wovon die vorderste sich am ganzen Seitenrand des Zungenbeinkörpers, die übrigen dagegen an dem zapfenartigen hinteren Anhang desselben inseriren. Sie werden somit bei Anuren zugleich mit der Haut des Schlundes auch das Zungenbein kräftig zu heben im Stande sein. Dass sie so beim Deglutitionsgeschäft eine wichtige Rolle spielen werden, liegt auf der Hand.

Die Muskeln des Kehlkopfes werden beim Respirations-Apparat zur Sprache kommen.

Die **Muskeln der Kiemenbüschel,** welche in Levatoren, Depressoren und Adductoren zerfallen, werden sämmtlich vom Vagus versorgt. Letztere finden sich nur bei Siren lacertina vollkommen entwickelt und bei Proteus spurweise angedeutet (J. G. Fischer).

Die Levatores branchiarum gehen von der hintersten Spitze der drei letzten Epibranchialia nach unten und hinten zur Rückseite der Kiemenbüschel (Fig. 200 †††). Die Depressores branchiarum entspringen von der ganzen Ventralseite der drei erten Kiemenbogen und strahlen bis in die Mitte der Kiemenfransen aus (Fig. 201, *Dp*). Abgesehen

vom Kerato-hyoideus externus bleibt bei Salamandrinen nach der Metamorphose von all den beschriebenen, eigentlichen Kiemenskeletmuskeln kein einziger übrig. Dagegen tritt hier ein neuer Muskel auf, welcher an der Innenfläche der Mandibel entspringt und sich theils am Boden der Mundhöhle, theils auf der Ventralseite des Hyoids inserirt.

Die **Kiefermuskeln** zerfallen in einen Senker und in mehrere Heber des Unterkiefers. Jener ist der Digastricus oder Biventer mandibulae, diese werden als Masseter, Temporalis und Pterygoideus bezeichnet (Fig. 200, *Dg*, *Ma*, *T*).

Der vom Facialis versorgte Digastricus entspringt theils von der Aussenfläche der Regio prootica und der Kopf-Fascie, theils von der Aussenfläche des Epibranchiale I. Bei Anuren fällt selbstverständlich letzterer Ursprung weg und die Hauptmasse dieses Muskels entspringt hier vom hinteren, oberen Arm des Squamosum. Stets inserirt er sich an dem, das Gelenk überragenden hintersten Ende der Mandibel.

Der Masseter entspringt bei Anuren vom Jochbogen, bei Urodelen, wo er in verschiedene Portionen zerfallen kann (Amphiuma), von der Regio prootica d. h. hauptsächlich von der vorderen Fläche des Squamosum und Quadratum und je nach geringerer oder stärkerer Entwicklung auch noch vom Scheitelbein. Er geht schief nach vorne und abwärts und setzt sich am oberen Rand und an der Aussenfläche des Unterkiefers, dicht vor dem Gelenke fest.

Der Temporalis ist stets ein sehr mächtiger Muskel; er entspringt bei Urodelen mit einer hohen Portion dicht neben der Scheitelnaht und von den Dornfortsätzen einer wechselnden Zahl vorderer Halswirbel, ferner mit einer tiefen von der medialen (Alisphenoid) und hinteren Wand der Orbita. Beide strahlen in den meisten Fällen in eine gemeinsame Sehne aus, welche sich am Processus coronoideus des Unterkiefers festsetzt. Die tiefe Portion, welche bald mehr bald weniger deutlich als eigener Muskel (hie und da sogar mit eigener Ansatzsehne am Unterkiefer) differenzirt ist, entspricht dem Pterygoideus.

Bei Anuren ist dieser Muskel stets deutlich vorhanden und setzt sich, lateralwärts vom Temporalis bedeckt, mittelst einer schlanken Sehne an die mediale Fläche des Unterkiefers, unmittelbar vor dem Gelenke fest.

Der Temporalis der Anuren, der bezüglich seines Ursprunges resp. seiner Grössenentwicklung bei Rana und Bufo nicht unbedeutende Differenzen zeigt, stimmt nach Lage und Lauf im Allgemeinen mit demjenigen der Urodelen überein.

Alle die genannten Levatores mandibulae, welche vom Ramus III Trigemini versorgt werden, sind aus dem Adductor mandibulae der Selachier und Ganoiden hervorgegangen zu denken.

Amphiuma und die Gymnophionen besitzen, im Zusammenhang mit ihrem, als Winkelhebel gestalteten Unterkiefer, noch einen vierten Heber des Unterkiefers. Er entspringt weit nach hinten an der Bauchfläche und inserirt sich am hintersten Ende der Mandibel.

Reptilien.

Mit der Vereinfachung des Visceralskeletes ist hier auch eine bedeutende Reduction der zugehörigen Muskulatur eingetreten. Im Gegensatz dazu gewinnt der Mylohyoideus sehr bedeutend an Ausdehnung,

wie z. B. bei Cheloniern, wo er einen den ganzen Hals sowie einen grossen Theil des Kopfes einwickelnden Ring-Muskelschlauch bildet. Bei Crocodiliern und auch bei manchen Sauriern zerfällt er in 2 – 3 Portionen, von denen die vorderste vom Trigeminus, die hinteren vom Facialis versorgt werden. Eine bedeutende Selbständigkeit gewinnt die hinterste, seitlich am Hals liegende Portion bei Crocodiliern; sie entspricht wohl dem Platysma myoides der Säugethiere. Stets füllt der Mylohyoideus den Intermandibular-Raum vollkommen aus und die Hälften beider Seiten stossen in einer medianen Raphe zusammen.

Bezüglich der eigentlichen Kiemenbogen-Muskulatur unterscheiden sich die Reptilien durch folgende zwei Punkte scharf von den Amphibien. Erstens fehlen ihnen selbstverständlich alle, auf die Kiemenathmung berechneten Muskeln, und zweitens setzt sich, wie wir bereits wissen, das System der ventralen Rumpfmuskulatur nie direkt in die ventrale Kiemenmuskulatur fort, sondern wird stets durch das Brustbein, beziehungsweise den Schultergürtel unterbrochen. Nach Entfernung des Mylohyoideus stösst man bei allen Reptilien auf eine, mit Myocommata versehene, die Trachea ventralwärts mehr oder weniger deckende Längsmuskulatur, welche vom Schultergürtel entspringend, zunächst am Visceralskelet resp. in der Gegend der Stimmlade sich festsetzt und als Sterno-hyoideus bezeichnet wird. Ihre Fortsetzung bildet der zwischen dem Visceralskelet und der Mandibula einer-, sowie der Zunge andrerseits ausgespannte Genio-hyoideus und Hyoglossus. Alle diese Muskeln werden vom Hypoglossus versorgt.

Bei Lacertiliern fliessen die beiden Geniohyoidei in der Mittellinie vollständig zu einer Fleischmasse zusammen und diese füllt den Intermandibularraum so vollkommen aus, als dies vorhin, mit darauf senkrecht stehender Faserung, von Seiten des Mylohyoideus geschah. Der Muskel ist zweischichtig, denn schneidet man ihn fort, so findet man ein ganz gleich ziehendes, nur viel dünneres Stratum, das einerseits zwischen dem Hyoid- und dem ersten Branchialbogen, andrerseits zwischen ersterem und der inneren Wand des Unterkiefers ausgespannt ist. Und damit nicht genug: dieser Muskel entspringt auch von der Fascie eines die beiden Hyoglossi sowie das Os entoglossum umspannenden Ringmuskels, sowie mit einem mehr dorsal gelagerten, schiefen Stratum seitlich an der Zunge, dicht am unteren Rande ihres hornigen, der Mundhöhle zugewendeten Ueberzuges. Er ist somit ein Mixtum compositum eines zweiten Genio-hyoideus und eines Genioglossus und ist in dieser Form von den Lacertiliern, im Zusammenhang mit der ausserordentlichen Beweglichkeit der Zunge, neu erworben. Auch bei Schlangen und Chamaeleonten existiren in dieser Beziehung sehr complicirte Muskelverhältnisse, auf die ich aber hier nicht näher eingehen kann.

Die Chelonier besitzen die relativ einfachste, z. Th. an die Urodelen erinnernde Visceral-Muskulatur unter den Reptilien; ihr Geniohyoideus ist nur wenig entwickelt. Ein Genioglossus fehlt.

Die Verhältnisse bei Crocodiliern erinnern schon sehr an diejenigen der Vögel und Säugethiere. So tritt z. B. schon ein vom Visceralskelet zur Innenfläche des Unterkiefers sich erstreckender Muskel auf, der in der axialen Vorwärtsverlängerung des Omo- und Sternohyoideus gelegen ist und der seiner Lage nach an den vorderen Bauch des Biventer maxillae der Säugethiere erinnert. Dicht dahinter setzt

sich ein zweiter, aus derselben Gruppe entsprungener Muskel an der Mandibel fest, der sich auf höhere Typen nicht zu vererben scheint. Die beiden Hyoglossi bilden in der Mittellinie, da wo sie in die Ventralfläche der Zunge einstrahlen, vielfache, in alternirender Weise erfolgende Durchkreuzungen und biegen dann gegen den Seitenrand der Zunge in die transverselle Richtung um. Zwischen diese Querfasern schieben sich von der Seite her zahlreiche Bündel des mächtigen Genio-hyoideus hinein, so dass dieser ähnlich wie bei Lacertiliern eine Mischform zwischen einem Geniohyoideus und Genioglossus repräsentirt. Er entspringt dreifach, erstens mit einem dünnen, genau in der ventralen Mittellinie von der Fascie des Hyoglossus kommenden Bündel und mit zwei Seitenportionen, die vom Hyoid entstehen. Alle drei fliessen zu einer Masse zusammen, welche sich an der Symphysis mandibulae inserirt. Aehnlich wie die Hyoglossi, bilden auch die Nervi hypoglossi an der Ventralseite der Zunge ein vollständiges Chiasma, so dass der linke zur rechten, der rechte zur linken Zungenhälfte tritt. Die Zunge der Crocodilier ist fleischiger als diejenige der übrigen Reptilien.

Die Kiefermuskeln der Reptilien sind, entsprechend der festeren, solideren Beschaffenheit des Skeletes und der stärkeren Entwicklung des Gebisses, viel kräftiger entwickelt, als bei Amphibien. Allgemein unterscheidet man einen Digastricus (hinteren Bauch im Sinne der Säuger), einen Masseter, einen Temporalis und einen oder zwei Pterygoidei. Ausser diesen vier uns schon von den Amphibien her bekannten Muskeln existirt noch ein Levator Ossis pterygoidei.

Den Chamaeleonten fehlt letzterer und ebenso der Pterygoideus. Bei den Schlangen ist die Kiefermuskulatur, entsprechend der Beweglichkeit des zu Grunde liegenden Knochengerüstes, ungleich complicirter und viel reicher entfaltet, als bei den übrigen Reptilien. Ausserdem existirt hier noch ein besonderer Compressor der Giftdrüse.

Vögel.

Der Mylohyoideus zerfällt hier in zwei vollkommen von einander getrennte Abtheilungen, eine vordere und eine hintere. Erstere spannt sich zwischen beiden Mandibeln aus, letztere entspringt in der unteren und hinteren Circumferenz des knöchernen Gehörganges. Ein Platysma myoides ist vorhanden und inserirt sich hinter dem Processus postfrontalis. Zwei, die Trachea ventralwärts überlagernde Muskeln, welche einem Sterno- und Omohyoideus entsprechen, inseriren sich auf der Dorsalseite und lateralwärts vom Zungenbeinkörper. Von der Ventralseite des Hyoides entspringt ein bis zur Spitze der Zunge laufender, mit sehr feinen Sehnen endigender Hyoglossus.

Ein bei Vögeln zum erstenmal auftretender, schlanker Muskel entspringt aussen am Hinterende des Unterkiefers und läuft von da, dem fibrösen Boden der Mundhöhle angewachsen, dem ganzen Hyoid entlang nach vorne und inserirt sich seitlich am Zungenbeinkörper. Dabei liegt er unter einem quergefaserten, in die beiden hinteren Spitzen der Zunge eingelagerten Binnenmuskel. Er stellt einen kräftigen Retractor linguae dar und erinnert an den Stylo-hyoideus der Säuger.

Ein bei den Crocodiliern schon angedeuteter Muskel entspringt von der Innenfläche der Mandibel und trifft im Lauf nach rückwärts unter sehr spitzem Winkel auf den Hyoidbogen, den er bis zu seinem hinteren, freien Ende überzieht. Er wirkt als Protractor linguae.

Die Kiefermuskeln schliessen sich nach jeder Beziehung aufs

engste an diejenigen der Crocodilier an. Der Temporalis besteht aus drei über einander liegenden Etagen, welche alle in der Regio temporalis über und vor dem äusseren Gehörgang entspringen und mehr oder weniger miteinander verwachsen sind. Die Pterygoidei, welche von dem medialen Zinken des Quadratums, sowie von der Vorder- und Innenwand der Orbita, und endlich von der Pterygopalatin-Spange entspringen und einen dicken, fleischigen Belag derselben bilden, zerfallen in einen P. internus und externus. Ausserdem existiren noch starke Muskeln, welche sich an der medialen Seite des Quadratums und des Pterygoids inseriren und als Heber oder, vielleicht richtiger, als Adductoren dieser Knochen zu betrachten sind.

Der Digastricus ist stets kräftig entwickelt; er entspringt von der Pars mastoidea cranii und umgreift das hinterste Ende der Mandibel nicht nur auf seiner hinteren, sondern auch auf seiner medialen Fläche. Dieser Muskel bildet seiner Lage gemäss die hintere, fleischige Wand des äusseren Gehörganges.

Ein von der Aussenseite der starken Kiefermuskeln entspringender, schlanker Muskel strahlt in die Haut des Mundwinkels fächerartig aus. Er liegt genau lateral vom Jochbein und gehört in die Abtheilung der mimischen Muskeln. (Vorläufer des Zygomaticus?)

Säuger.

Die Verhältnisse bleiben hier principiell dieselben. Als morphologische Fortsetzungen der ventralen Längsmuskulatur des Rumpfes müssen gelten: der Sterno- und Omo-hyoideus, der Sternothyreoideus und dessen Verlängerung zum Zungenbein der Thyreohyoideus, der Genio-hyoideus, der Genio-glossus und wahrscheinlich auch der vordere Bauch des Biventer maxillae. Der von den Amphibien an auftretende Depressor mandibulae, oder, wie ich ihn auch seines späteren Schicksals wegen genannt habe, der Biventer, wird jetzt zum hinteren Bauch des Biventer maxillae. Er wird nach wie vor vom Facialis versorgt, während der vordere Bauch vom Ramus III. Trigemini innervirt wird.

Eine neue Erwerbung der Säuger stellen die vom Processus styloideus und vom Ligamentum stylo-hyoideum entspringenden, ausserordentlich zahlreichen Variationen unterworfenen Mm. stylo-hyoidei, stylo-glossi und stylo-pharyngei dar. Sie liegen theils im Facialis- theils im Glossopharyngeus-Gebiet und wirken als Retractoren der Zunge und Levatoren des Pharynx und des Zungenbeins.

Vom Mylohyoideus erhält sich zwischen beiden Mandibularspangen nur die vordere Portion des gleichnamigen Muskels der Amphibien, Reptilien und Vögel. Er wird wie dort vom Trigeminus versorgt. Die hintere Portion wird wie bei Vögeln und Crocodiliern zu einem Hautmuskel und steht unter der Herrschaft des Facialis.

Die Kiefermuskulatur componirt sich aus dem oben schon genannten Digastricus, einem Masseter, Temporalis und zwei Pterygoidei; alle diese Muskeln werden vom Ramus III. Trigemini versorgt.

Was die Kopfmuskulatur der Säuger von derjenigen der übrigen Vertrebraten sehr bedeutend unterscheidet und ihr eine ungleich höhere Stufe zuweist, das ist das Auftreten einer unter dem Einfluss des Facialis stehenden **mimischen Muskulatur.** Sie steht in engstem Connex mit dem psychischen Leben, ja, man kann sagen: sie steht in gerader

Proportion zur Entwicklungsstufe des Gehirnes. Dem zu Folge werden wir sie bei den höchsten Typen der Säugethiere, also bei den Primaten in höchster Ausbildung treffen. Bezüglich ihrer Stammes-Entwicklung ergeben sich, auf Grundlage einer Arbeit von Ruge über die Gesichtsmuskulatur der Halbaffen, folgende Gesichtspunkte. Der Umstand, dass das ganze, vom N. facialis versorgte Muskelgebiet zusammengehört, lässt annehmen, dass die von dem genannten Nerv beeinflussten, zum Visceralskelet gehörigen und dem Antlitz ursprünglich fremden Muskeln Verlagerungen eingingen. Sie müssen sich von der Unterkiefer- und Nackengegend aufwärts bewegt haben, wobei sie enge Beziehungen zuerst mit den die Ohr- und Mundöffnung umgebenden Weichtheilen, d. h. mit den ebenfalls erst secundär entstehenden Lippen und der Ohrmuschel eingingen.

Von diesen beiden Punkten dehnten sie sich weiter aus und erreichten neue Beziehungen zum Auge, zur Nasenöffnung, zur Stirne und zur Schläfengegend (Fig. 207, 208). Die Scheitelgegend wurde wahrscheinlich gleichzeitig erreicht und zwar auf einem doppelten Wege, nämlich von der Stirn- und Schläfengegend einerseits, sowie von der Occipitalregion andrerseits. Dieser Doppelweg, für wel-

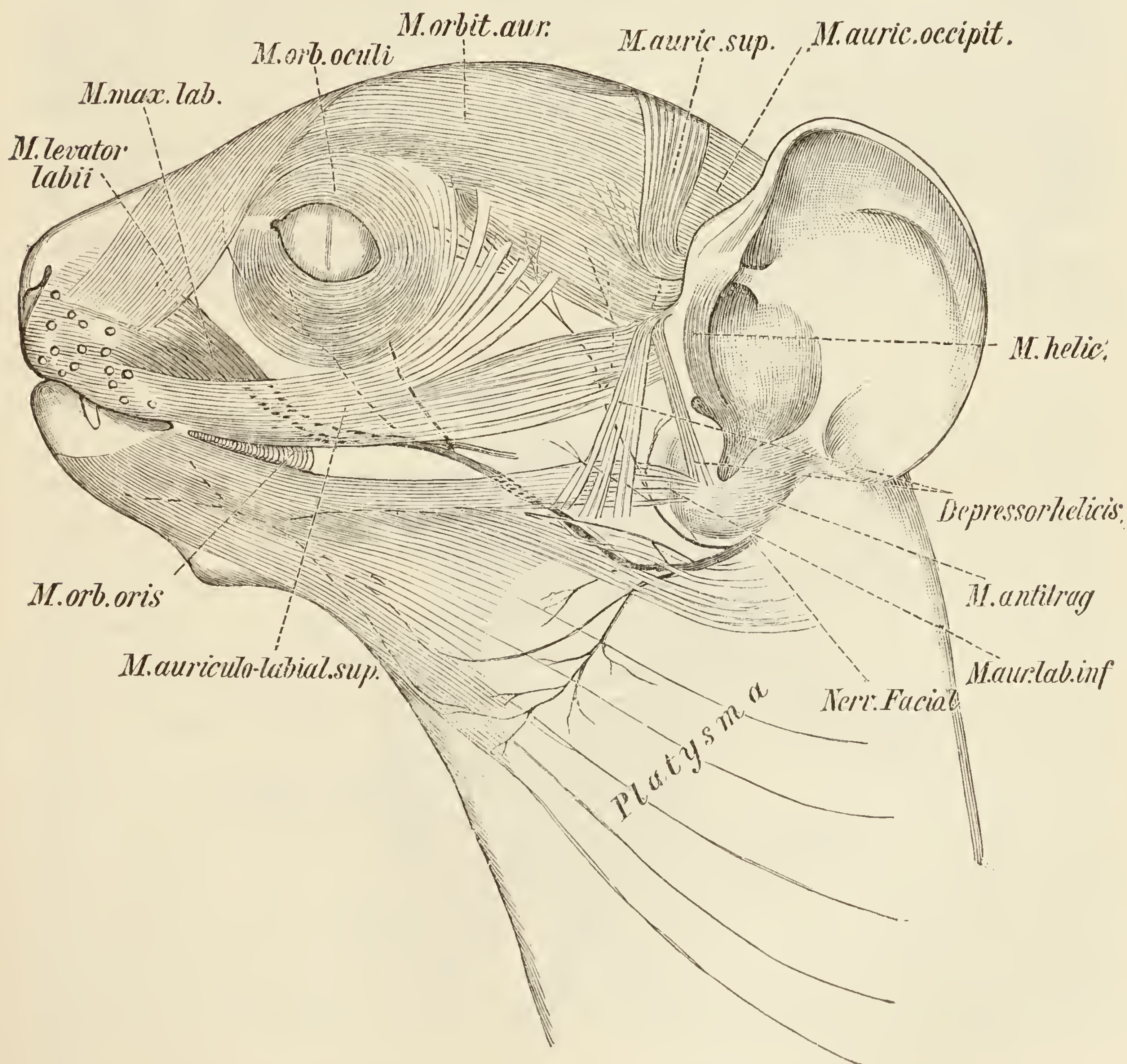


Fig. 207. Gesichtsmuskeln und -Nerven von Propithecus. Oberflächliche Muskellage mit den Verzweigungen des Facialis. Nach Ruge. Die Namen der einzelnen Muskeln sind aus der Figur ohne Weiteres ersichtlich.

chen die Ohrgegend die Grenzmarke bildete, war sozusagen vorgezeichnet durch den, gleich nach seinem Austritt aus dem Schädel in einen vorderen (praeauricularen) und einen hinteren (postauricularen) Zweig sich theilenden N. facialis. Beide Muskelgruppen hingen einst unterhalb der Ohröffnung inniger zusammen und wurden erst weiter oben, indem sie neue Ursprünge an dem sich immer differenzirenden Kopfskelet gewannen, — d. h. zu neuen Theilen in Beziehung traten, selbständiger. Daneben her kam es da und dort durch Aberration von Muskelportionen zu schichtenweis erfolgenden Neubildungen von Muskeln und dadurch zu einer Steigerung ihrer Leistungsfähigkeit.

Somit stellt das **Platysma myoides** (M. subcutaneus colli) den Mutterboden der Gesichtsmuskeln vor; es ist der unverbrauchte Rest einer auf den Kopf fortgesetzten Muskulatur, die am Hals in indifferenter Form sich forterhalten hat (Gegenbaur).

Es ist nun interessant, wie neben der Entstehung neuer, selbständiger Muskeln auch Umformungen in der Gesichtsmuskulatur eintreten, welche mit einer mehr oder weniger vollständigen Rückbildung von Muskeln endigen.

Im letzteren Falle treten uns dann entweder sehnige, membranöse Gebilde, d. h. Fascien an den betreffenden Stellen entgegen oder handelt es sich um einen totalen Schwund. So trat z. B. beim Menschen an Stelle des M. auriculo- (temporo-) labialis der Halbaffen die Fascia temporalis superficialis, an Stelle des M. sphincter colli derselben die Fascia parotideo-masseterica. Ebenso besteht ein grosser Theil der Galea aponeurotica des Menschen aus sehnig umgewandelten Bündeln des M. occipitalis.

Bis jetzt war nur von dem Platysma myoides und seinen Derivaten in der Gesichtssphäre die Rede; nun liegt aber bei Halbaffen im

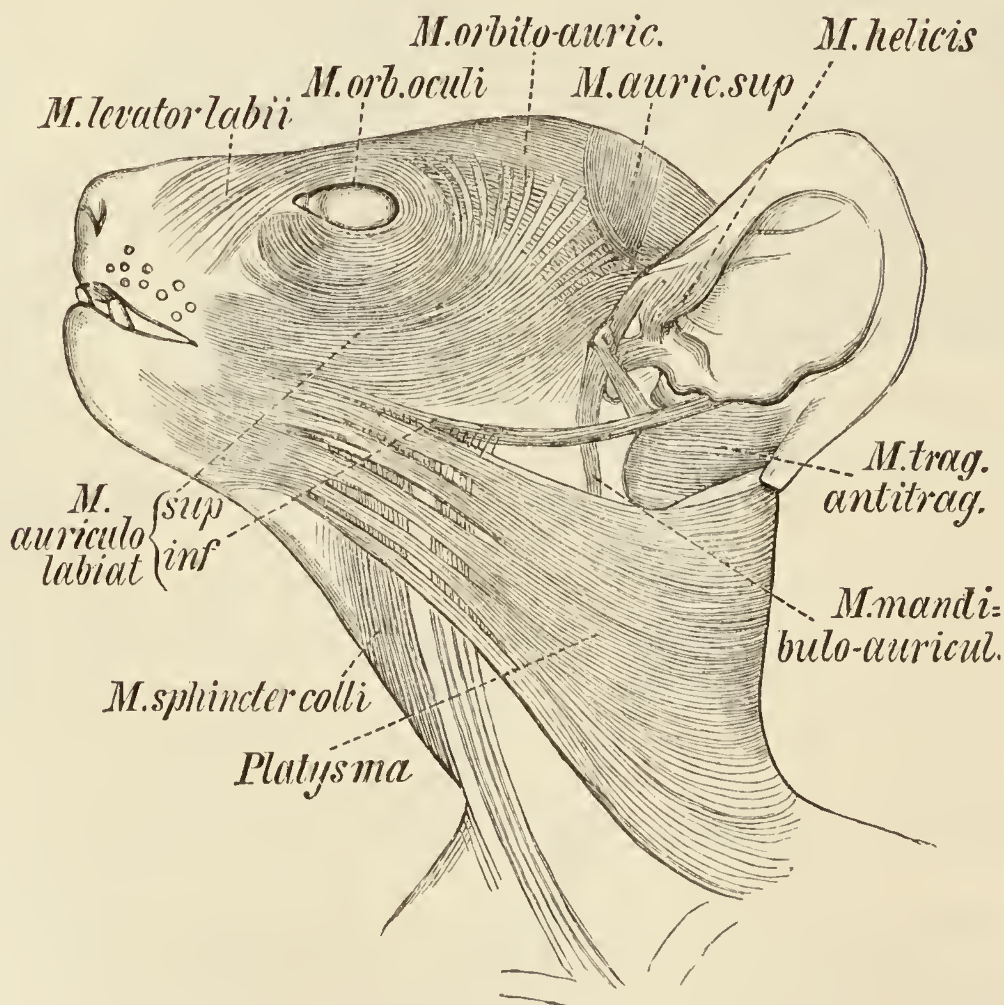


Fig. 208. Oberflächliche Gesichtsmuskulatur von Lepilemur mustelinus; die tiefe ist am Halse erkennbar. Nach Ruge. Die Namen der einzelnen Muskeln sind ohne weiteres aus der Figur ersichtlich.

Bereich des Halses, unter jenem Muskel noch ein zweites, tieferes Hautmuskel-System, nämlich der Sphincter colli. Von diesem sind folgende Gesichtsmuskeln abzuleiten: der Sphincter oris, depressor tarsi, caninus (levator anguli oris des Menschen), der maxillolabialis (levator labii proprius), buccinatorius, sowie endlich die speciellen Nasenmuskeln.

So sehen wir also sowohl die Derivate des Platysma myoides als die des Sphincter colli in ihren Hauptzügen um die Sinnesapparate herum gruppirt, indem sie hier als Oeffner und Schliesser oder — was die Lippengegend betrifft — auch als Werkzeuge zur Nahrungsaufnahme eine ausgedehnte Rolle spielen.

Mit ihrer Differenzirung geht nun eine Verästelung beziehungsweise Plexusbildung des Facialis derart Hand in Hand, dass dieser Nerv gewissermaassen ausgesponnen wird. Bezüglich der hierbei in Betracht kommenden Anordnung seiner Fasern vergl. das Capitel über die Hirnnerven.

Muskeln der Gliedmaassen.

Wenn irgendwo, so gilt hier der Satz, dass nur unter Berücksichtigung der Homologieen der Skelettheile, der Lagebeziehungen zu benachbarten Weichtheilen und der Nerven [1]) etwas Erspriessliches auf dem Gebiet der vergleichenden Myologie geleistet werden kann.

Leider sind aber die Arbeiten auf dem Gebiete der Extremitäten-Muskulatur noch nicht ausreichend, um ein umfassendes Gesammtbild zu entrollen, und wir müssen uns deshalb darauf beschränken, nur eine in ganz allgemeinen Zügen gehaltene Skizze zu entwerfen.

In ihrer primitivsten Anlage, wie wir die Extremitäten-Muskulatur bei Fischen und Dipnoërn finden, weist Alles darauf hin, dass wir sie als ein Derivat der Seitenrumpfmuskulatur betrachten dürfen. Vergl. das Capitel über die Stammesgeschichte der Gliedmaassen.

Bei Fischen und noch mehr bei Dipnoërn zeigt sie, entsprechend den einfachen Locomotions-Organen, ein sehr einfaches Verhalten und lässt sich, wie in der ganzen Wirbelthier-Reihe, in zwei Abtheilungen bringen. Die eine greift von der Seitenrumpfmuskulatur und zwar theils von der dorsalen, theils von der ventralen Hälfte auf den Schulter- und Beckengürtel über, die andere liegt im Bereich der freien Extremität. Letztere besteht bei den Fischen im Wesentlichen aus Levatoren, Adductoren und Depressoren der Flosse und diese können wieder in mehrere Schichten, in tiefe und hohe, zerfallen. Schon bei Amphibien aber werden die Verhältnisse, entsprechend der Umwandlung der Flosse in ein Geh-Organ, d. h. in einen mehrarmigen Hebel, viel complicirtere. Es treten Heber, Senker, Anzieher, Rückwärts-, Vorwärts-Zieher und Dreher des Schulter- und Beckengürtels auf. Dazu gesellen sich Strecker und Beuger der freien Extremitäten, und diese gliedern sich wieder in solche des Oberarmes und Oberschenkels, des Vorderarmes und Unterschenkels, der Hand, des Fusses und der Finger und Zehen. Kurz, die Zahl der Muskeln nimmt von den Urodelen an durch die Reihe der Reptilien und Vögel hindurch bis zu den Säugethieren beständig zu.

---

1) Von hohem Interesse sind die neuerdings von Gadow ausführlicher behandelten Muskeln mit doppelter Innervationsquelle. Sie schicken sich gewissermassen dazu an, sich durch einen Abspaltungsprocess zu vermehren und so muss man sie in phyletischer Beziehung als sehr primitive, einen niederen Zustand repräsentirende Muskeln betrachten.

Die wichtigsten Schultermuskeln, welche wir, je höher wir in der Thierreihe emporsteigen, einen um so breiteren Ursprung am Rumpfe gewinnen sehen, sind der Cucullaris, der in engen morphologischen Beziehungen zu letzterem stehende Sterno-cleido-mastoideus, die Rhomboidei und der Levator scapulae. Sie repräsentiren die Rotatoren, Vor- und Rückwärtszieher und Heber des Schulterblattes. Als Antagonisten dieser Muskeln fungiren die Serrati und der Pectoralis minor.

Am Beckengürtel darf man, da seine Beweglichkeit der Verbindung mit der Wirbelsäule wegen dem Schulterblatt gegenüber bedeutend in den Hintergrund tritt, nicht ohne Weiteres auf homologe Muskelgruppen schliessen, sondern man hat es hier zum grossen Theil mit ganz andern Verhältnissen zu schaffen.

Viel ähnlicher verhält sich die im Dienste der freien Extremität stehende Muskulatur. Hier wie dort finden sich Aus- und Einwärtsdreher des Oberarmes resp. Oberschenkels, ferner an der medialen Seite beider Extremitäten gelegene mächtige Adductoren. Entsprechend der verschiedenen Winkelstellung des Ellbogen- und Kniegelenkes liegen die Extensoren der vorderen Extremität an der hinteren, die der hinteren Extremität an der vorderen Peripherie und gerade umgekehrt liegen die Flexoren. Aus Beugemuskeln sind auch die, an der Vorderextremität stets viel besser als an der hinteren individualisirten Pronatoren, aus Streckmuskeln die Supinatoren hervorgegangen.

Im Allgemeinen lässt sich der schon zu Anfang geltend gemachte Satz aufstellen, dass mit einer Vereinfachung des Skeletes, vor Allem des Hand- und Fussskeletes auch eine Reduction, d. h. eine Vereinfachung der betreffenden Muskulatur eintritt. So hat M. Fürbringer auf das überzeugendste nachgewiesen, dass bei den schlangenähnlichen Sauriern gleichzeitig mit einer Verkümmerung des Extremitätenskeletes auch eine in distal-proximaler Richtung fortschreitende Verkümmerung der zugehörigen Muskelgruppen auftritt. Auch hier deutet Alles darauf hin, dass wir uns die Muskeln des Becken- und Schultergürtels, welche im Sinne von metamer gelagerten Myocommatas aufzufassen sind, als Ablösungen von den Rumpfmuskeln zu denken haben.

Diaphragma.

Die ersten Spuren einer Bildung, die dem Diaphragma der höheren Wirbelthiere, d. h. einer muskulösen Scheidewand zwischen Brust- und Bauchhöhle, verglichen werden darf, traten uns bei den Urodelen entgegen. Dort sahen wir das vordere Ende des Transversus abdominis sich mit einigen Ring- oder Halbringfasern zwischen Pericard und Leber hineindrängen.

Bei Anuren ist nichts derartiges vorhanden, denn der vor dem Herzen sich kuppelförmig zusammenwölbende Obliquus internus hat nichts damit zu schaffen. Nach A. Schneider geht übrigens von der dorsalen Fläche des Peritoneums an die innere Fläche der Lunge, welche hier abweichend von den übrigen Anuren fast bis an ihr hinteres Ende mit dem Peritoneum verwächst, ein kleiner Muskel, der vielleicht als Andeutung eines Zwerchfells betrachtet werden kann.

Bei Cheloniern darf man zwei zum Transversus abdominis gehörige Muskelbündel, welche vom Körper des dritten und vierten Brustwirbels entspringen und an die Lunge gehen, als Repräsentanten eines Diaphragmas auffassen.

Bei Crocodiliern, sowie bei Vögeln finden sich schon viel deutlichere Spuren davon. Bei den ersteren entspringen seine Fasern an der Seite vom Rande der hinteren Bauchrippe und legen sich auf die Fläche des Peritonealsackes, welcher, mit der Körperwand durch lockeres Bindegewebe verbunden, sich bis an das Brustbein erstreckt. Die dorsale Fläche des Peritonealsackes ist nicht fleischig. Brust- und Bauchhöhle sind vollkommen getrennt (A. Schneider).

Bei Vögeln componirt sich das Zwerchfell aus mehreren, von den ächten Rippen entspringenden Bündeln. Es ist nur zum kleinsten Theil muskulös und lässt das Herz noch hindurchtreten.

Erst bei Säugethieren erscheint ein ächter, von der Wirbelsäule, von den Rippen und dem Sternum entspringender, kuppelförmiger Zwerchfell-Muskel, der mit Ausnahme gewisser Cetaceen auf seiner Höhe in eine sehnige Platte (Centrum tendineum) ausstrahlt. Er scheidet vollkommen Brust- und Bauchhöhle und fungirt als wichtiger Respirations-Muskel, der eine Verlängerung des Cavum thoracis in der Sagittalen erlaubt. Er wird von dem aus dem Cervical-Geflecht stammenden Phrenicus innervirt und entsteht aus zwei Theilen, die ganz unabhängig von einander sind, einem pericardialen und pleuralen Theil. Ersterer bildet das Centrum tendineum, letzterer die übrige, muskulöse Portion des Diaphragmas.

Genauere Nachrichten über die, wie es scheint, sehr complicirten entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge sind abzuwarten; auch sind unsere Kenntnisse über das Zwerchfell der Amphibien und Sauropsiden noch recht dürftige zu nennen.

Vergleichende Zusammenfassung der im vorigen Capitel über das Muskelsystem gewonnenen Resultate.

Die aus dem mittleren Keimblatt entstehende Muskulatur oder contractile Substanz zerfällt ihrer histologischen Beschaffenheit nach in zwei Gruppen, nämlich in eine solche mit glatten und in eine mit quergestreiften Elementen. Erstere ist phylogenetisch älter und als Vorstufe der letzteren zu betrachten.

Während die glatten oder organischen Muskelfasern bei Wirbelthieren vorwiegend an die Eingeweide, die Haut und die Gefässe gebunden und dem Willen nicht unterworfen sind, findet die, fast ausnahmslos vom Willen beherrschte, quergestreifte oder animale Muskulatur, mit der wir allein es hier zu schaffen haben, ihre vornehmliche Verwendung beim Aufbau der Körperwände und des Bewegungsapparates.

Hinsichtlich der Anordnung am Körper lässt sich im Muskelsystem jedes Wirbelthieres eine Stammzone (Seitenrumpfmuskel) als älteste und ursprünglichste Muskelgruppe unterscheiden. Sie zerfällt in eine dorsale und ventrale Partie und besteht aus einer grossen Zahl von metamer angeordneten Unterabtheilungen (Myomeren). In erster Linie dafür bestimmt, die fleischigen Körperwände zu bilden, bleibt sie aber nicht auf den Rumpf beschränkt, sondern erstreckt sich auch auf den Hals sowie auf den Kopf, und gewinnt hier wichtige Beziehungen zum Visceral-Apparat (Inspiratoren, Exspiratoren, Kau- und Zungenmuskeln).

Eine andere Ausbreitung findet auf die Gliedmaassen statt, so dass diese, wenn auch nur indirect, da sich eine Continuität zwischen beiden Muskelgruppen bei höheren Vertebraten auch in embryonaler

Zeit nicht mehr nachweisen lässt, von Abkömmlingen der Stamm-Muskulatur versorgt werden.

Eine besondere Gruppe stellt die mimische Muskulatur dar, welche vom Hals aus sich entwickelnd allmälig auf das Gesicht überwanderte und hier im engsten Anschluss an die Sinnesorgane die mannigfachsten Differenzirnngen erfuhr (Primaten).

Es gilt als Grundgesetz, dass für die morphologische Stellung eines Muskels der betreffende Nerv maassgebend ist.

D. Elektrische Organe.

Elektrische Organe finden sich bei gewissen Fischen und zwar am stärksten entwickelt bei einem in südlichen Meeren häufig vorkommenden Rochen (Torpedo marmorata), einem südamerikanischen Aale (Gymnotus electricus) und einem afrikanischen Welse (Malopterurus electricus). Gymnotus, der Zitteraal, besitzt weitaus die stärkste elektrische Kraft, an ihn reiht sich der Zitterwels und an diesen der Zitterrochen. Die elektrischen Batterieen dieser drei Fische liegen an verschiedenen Körperstellen, so bei Torpedo in Form einer

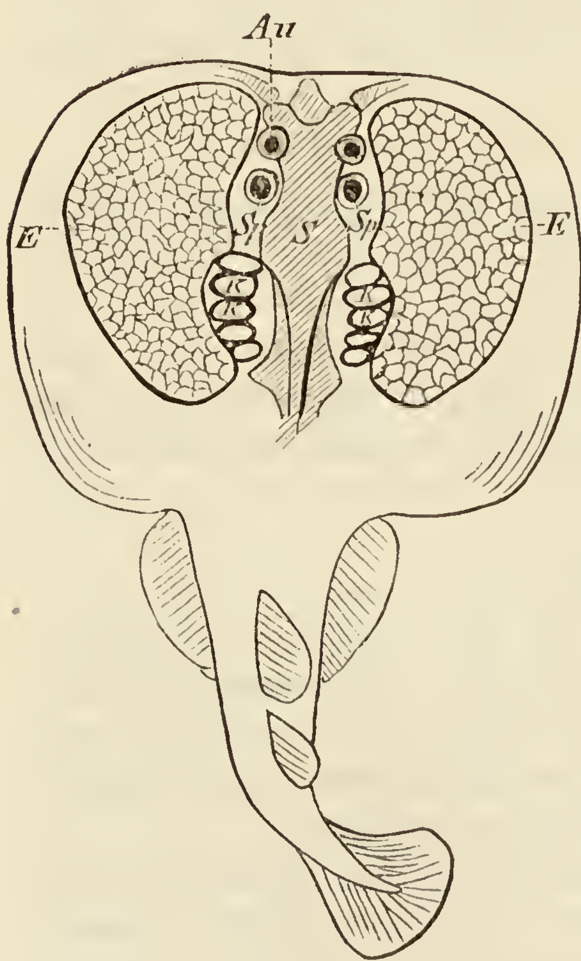


Fig. 209.

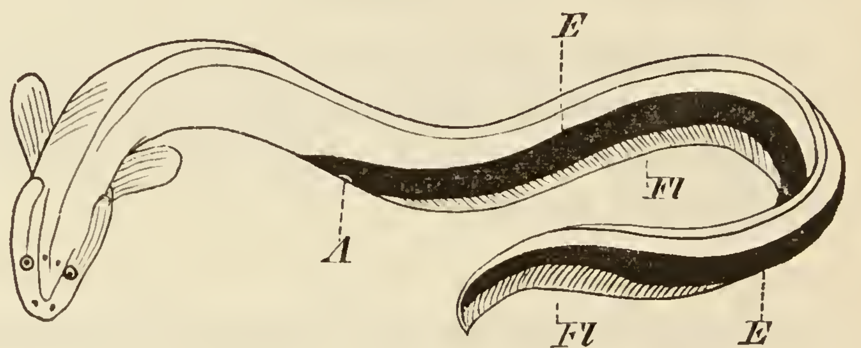


Fig. 210.

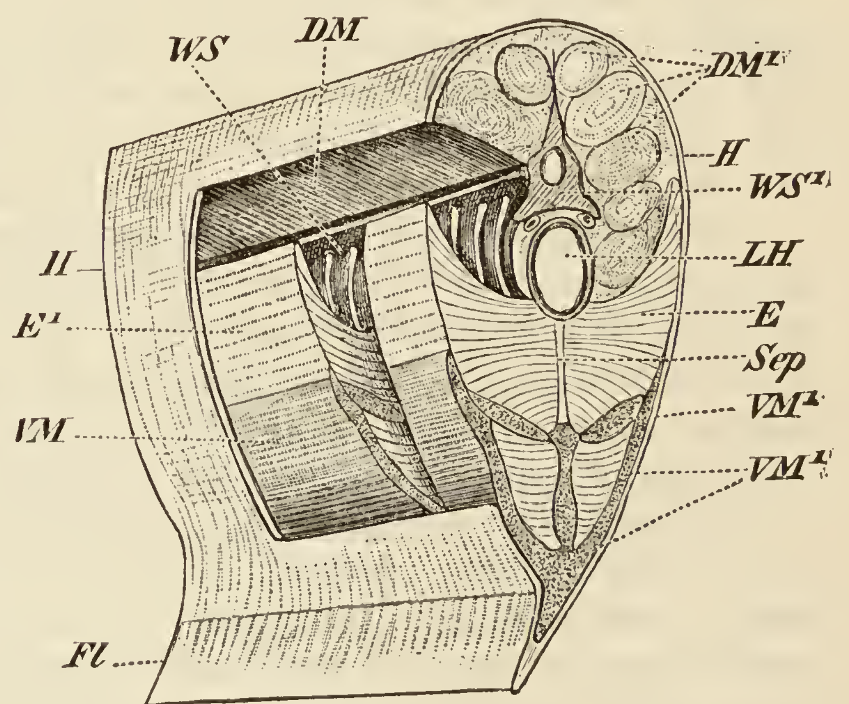


Fig. 211.

Fig. 209. Torpedo marmorata, das elektrische Organ (*E*) freigelegt. *S* Schädel, *Sp* Spritzloch, *KK* Kiemen, *Au* Auge.

Fig. 210 und 211. Das elektrische Organ von Gymnotus electricus. *H* Aeussere Haut, *Fl* Flosse, *DM*, *DM*¹ dorsale, theilweise im Quer-, theilweise im Längsschnitt sichtbare dorsale Hälfte des grossen Seitenrumpfmuskels, *VM*, *VM*¹ ebenso der ventralen Hälfte desselben. *E* das elektrische Organ im Querschnitt (*E*) und von der Seite (*E*¹), *WS*, *WS*¹ Wirbelsäule von der Seite mit den austretenden Spinalnerven und im Querschnitt, *LH* letztes Ende der Leibeshöhle, *Sep* sagittales, fibröses Septum, welches das elektrische Organ und die ventrale Rumpfmuskulatur in zwei gleiche Hälften scheidet, *A* After.

breiten, den ganzen Körper durchsetzenden Masse seitlich am Kopf zwischen den Kiemensäcken und dem Propterygium (Fig. 209, *E*), bei Gymnotus in der ventralen Hälfte des ungeheuer langen Schwanzes (Fig. 210, 211, *E*), also an der Stelle, wo man sonst die ventrale Hälfte des grossen Seitenrumpfmuskels zu finden gewohnt ist.

Bei Malopterurus endlich trifft man die Organe fast in der ganzen Circumferenz des Leibes, wo sie zwischen Haut und Muskulatur, namentlich an den Seiten stark entwickelt sind und den ganzen Fisch mantelartig umhüllen.

Viel schwächere Schläge ertheilen jene Fische, die man früher als „pseudoelektrische“ bezeichnete, deren elektrische Kraft aber jetzt durch Experimente positiv nachgewiesen ist. Dahin gehören nach Abzug von Torpedo die übrigen Rochen, die verschiedenen Mormyrus-Arten und endlich Gymnarchus[1]). Bei allen diesen liegen die elektrischen Organe auf beiden Seiten des Schwanzendes und zwar derart angeordnet, dass sich die metamere Schichtung der weiter nach vorne liegenden Muskelsegmente direkt auf sie fortsetzt, wodurch z. B. bei den Mormyriden jederseits eine obere und eine untere Reihe von elektrischen Organen existirt.

Die elektrischen Apparate aller genannten Fische fallen in genetischer wie anatomischer Beziehung unter einen einheitlichen Gesichtspunkt. Alle sind als umgewandelte Muskelfasern und die dazugehörigen Nerven als Homologa der motorischen Endplatten, wie wir sie sonst bei den Muskeln zu finden gewohnt sind, aufzufassen (Ecker, Babuchin). Damit ist auch ihre Einreihung in das Kapitel über das Muskelsystem hinlänglich motivirt[2]).

Was den feineren Bau der elektrischen Organe anbelangt, so begegnen wir im Wesentlichen überall denselben Einrichtungen. Das Gerüste wird gebildet aus fibrösem Gewebe, welches theils in der Längs-, theils in der Queraxe des Organs verlaufend zu einem Fachwerk angeordnet ist, an dem wir Tausende von polygonalen oder auch mehr abgerundeten Kammern oder Kästchen unterscheiden. Indem sich letztere, sei es in der Längsaxe des Körpers (Gymnotus, Malopterurus) oder in dorso-ventraler Richtung (Torpedo) an einander reihen, entstehen förmliche prismatische Säulen, wie dies aus Fig. 212 zu ersehen ist.

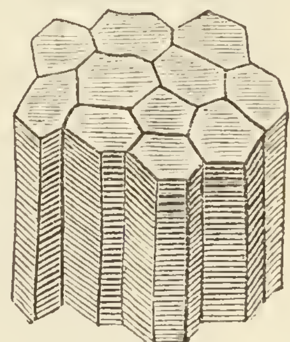


Fig. 212. Elektrische Säulen von Torpedo marmorata. (Halbschematisch.)

In dem zwischen den Kästchen resp. Säulen liegenden Bindegewebe verlaufen zahlreiche Gefässe und Nerven, welch letztere in ausserordentlich dicke Scheiden eingeschlossen sind und die je nach der Art des Fisches den allerverschiedensten Ursprung haben. So entspringen sie bei Torpedo aus dem in der Gegend des Nachhirns liegenden

1) Nach G. Fritsch stehen die elektrischen Organe des Gymnarchus histologisch noch niedriger, als die des Genus Raja und sind wahrscheinlich keiner willkürlichen Entladungen fähig, ja vielleicht handelt es sich nur um Wundernetze und um gar keine elektrischen Organe.

2) Dieser Auffassung steht eine andere von G. Fritsch schroff gegenüber. Darnach würden die elektrischen Organe von Malopterurus nicht aus Muskelgewebe, sondern aus umgewandelten Drüsenelementen hervorgehen.

Lobus electricus, nur ein Ast kommt aus dem Trigeminus; bei sämmtlichen pseudo-elektrischen Fischen, ebenso auch bei Gymnotus, wo über 200 Nerven zum elektrischen Organ treten, stammen sie vom Rückenmark und höchst wahrscheinlich stehen sie zu den, bei letzterem Fisch besonders stark entwickelten Vorderhörnern des Rückenmarks in nächster Beziehung. Sehr merkwürdig ist, dass die elektrischen Nerven des Zitterwelses jederseits von einer monströsen, in der Nähe des zweiten Cervicalnerven gelegenen Ganglienzelle entspringen, die sich bis gegen das Schwanzende des Thieres in eine enorme, immerwährend sich theilende Nerven-Primitivfaser fortsetzt. Letztere ist von einer dicken Scheide umgeben.

Erkundigen wir uns nun nach dem feineren histologischen Verhalten der peripheren Nervenenden, so werden wir dadurch zugleich auch auf die Definition jener Gebilde geführt, die man als elektrische- oder als End-Platten zu bezeichnen pflegt.

Ich kann summarisch verfahren, indem alle elektrischen Fische principiell hierin miteinander übereinstimmen.

Nachdem der im Kästchenseptum verlaufende Nerv unter immer zunehmender Verjüngung seine dicke Nervenscheide nach und nach verloren und er allmälig aufgehört hat, doppelt contourirt zu sein, schwillt er plötzlich keulenförmig an und zerfällt darauf in eine Unzahl von Primitivfasern, die sich baumartig feiner und feiner verästeln, ohne jedoch unter einander geschlossene Maschen zu bilden, so dass man von keinem eigentlichen Nervennetz sprechen kann. Bei Torpedo erfolgt die letzte Nervenausbreitung an der ventralen Seite jenes Gebildes, das man als elektrische Platte bezeichnet (Fig. 213, *EP*), bei Gymnotus dagegen auf dessen hinterer, dem Schwanz zugekehrten Fläche. Bei Malopterurus endlich tritt der Nerv, wie bei Gymnotus, auch von hinten an die elektrische Platte heran, macht an ihr aber nicht Halt, sondern perforirt sie, um sich auf ihrer vorderen, dem Kopf zugekehrten Fläche zu verbreiten [1]). Man muss diese Differenz wegen der später zu besprechenden Richtung der elektrischen Schläge wohl im Auge behalten.

Die elektrische Platte stellt eine homogene, in frischem Zustand transparente Scheibe dar, die von einer besonderen Membran umgeben ist und in deren Innerem sich sternartige Zellen mit langen Fortsätzen finden. Ihre beiden Flächen (Fig. 213, *EP*) zeigen unregelmässige Erhabenheiten, die durch seichtere oder

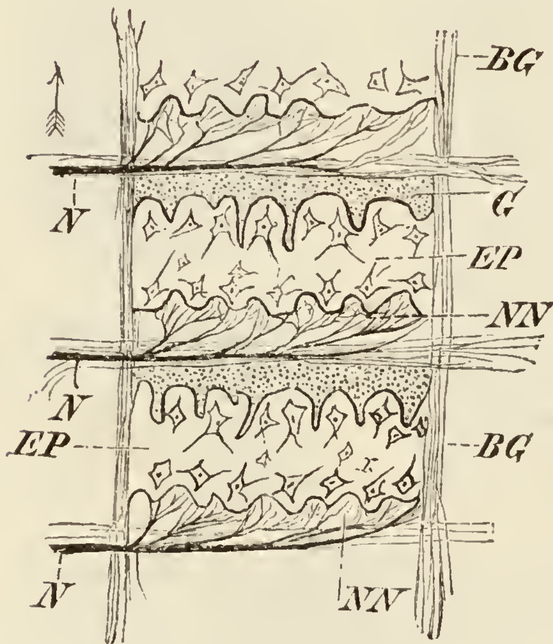


Fig. 213. Schnitt durch die elektrischen Kästchen. Starke Vergrösserung, halbschematisch. *BG* bindegewebiges Gerüste (Kästchenwände), *EP* elektrische Platten, *N* Nerv im Begriff, in die Septa der Kästchen einzutreten, *NN* letzte Endfasern des eingetretenen Nerven an der hinteren, beziehungsweise unteren Fläche je eines Kästchens. *G* Gallertgewebe, der Pfeil zeigt die Richtung gegen den Kopf, resp. gegen die Dorsalseite des Thieres an.

1) Babuchin, der Malopterurus in frischem Zustande zu untersuchen Gelegenheit hatte, bestreitet die Durchbohrung der Platte durch den Nerv aufs Entschiedenste; ob mit Recht, müssen neuere Untersuchungen lehren.

tiefere Einschnitte von einander getrennt sind und so dem Ganzen ein gelapptes Aussehen verleihen.

Indem nun diese Scheibe, die wir, wie oben schon erwähnt, als umgewandelte Muskelsubstanz aufzufassen haben, mit der anliegenden Nervenplatte untrennbar fest verwachsen ist, so geht daraus hervor, dass die elektrische Platte nicht, wie man früher glaubte, ein einheitliches Gebilde darstellt, sondern aus zweierlei Gewebselementen hervorgegangen zu denken ist. Das Kästchen wird durch sie nicht ganz ausgefüllt, sondern stets bleibt an ihrer oberen (Torpedo) resp. vordern (Gymnotus, Malopterurus) Fläche und der nächsten Kästchenwand ein Raum übrig, der von Gallertgewebe oder da und dort auch nur von Flüssigkeit erfüllt ist (Fig. 213, *G*). Die Seite der elektrischen Platte, an welcher sich die Nerven-Endausbreitung findet, ist im Moment des Schlages elektronegativ, die entgegengesetzte elektropositiv und es ist deshalb bei der entgegengesetzten Anordnung der Theile bei Gymnotus und Malopterurus erklärlich, dass der elektrische Schlag bei diesen Fischen nicht in derselben, sondern in verschiedenen Richtungen erfolgen muss; so bei Malopterurus vom Kopf gegen den Schwanz, bei Gymnotus aber in umgekehrter Richtung. Bei Torpedo geht der Schlag von unten nach oben[1]).

Experimente haben gelehrt, dass alle elektrischen Fische gegen elektrische Ströme immun sind, doch hat dies seine Beschränkung, indem frei präparirte Muskeln und Muskelnerven, sowie die elektrischen Nerven selbst durch den Strom erregbar sind. „Die höchste und letzte Frage in Betreff der Zitterfische ist natürlich die nach dem Mechanismus, wodurch die elektrischen Platten vorübergehend in Spannung gerathen. Die Beantwortung dieser Frage, obschon vermuthlich nicht so schwierig, wie die der Frage nach dem Mechanismus der Muskelverkürzung, ist doch noch im weiten Felde“. (Du Bois-Reymond.) Das Einzige, was man mit Sicherheit behaupten kann, ist das, dass sie unter dem Einfluss des Willens elektromotorisch werden.

E. Nervensystem.

Dem aus dem Ektoderm stammenden und durch seine frühe Anlage schon auf seine hohe Bedeutung hinweisenden Nervensystem liegen dreierlei Bauelemente zu Grunde, erstens **Ganglienzellen,** zweitens doppelcontourirte und blasse **Fasern,** drittens das als Scheiden resp. als Kittsubstanz fungirende **Neurilemm** und die **Neuroglia**[2]).

1) Neue Untersuchungen über die Localisation der letzten Nervenausbreitung bei Malopterurus müssen Aufklärung über dieses Verhalten geben. Möglicherweise geht der Nerv, wie dies Max Schultze und Ecker annehmen, doch durch die elektrische Platte hindurch, um sich weiterhin auf der kopfwärts schauenden Fläche derselben auszubreiten.

2) Letztere, welche sich sowohl an der äusseren Fläche als auch an den das centrale Lumen begrenzenden Flächen des Centralnervensystemes in besonders starker Ausprägung findet, kann geformt (Zellen mit Ausläufern) oder ungeformt sein und bildet durch ihr netziges Gefüge eine Art von Grundsubstanz, in welche die nervösen Elemente wie in einen Rahmen eingelassen sind. Die Neuroglia- oder Gliazellen können verhornen („Hornspongiosa“) und dies ist in Anbetracht ihrer Abkunft aus ektodermalem Gewebe leicht erklärbar.

Das Nervensystem zerfällt in folgende drei Hauptabschnitte, das **centrale**, das **periphere** und **sympathische System.** Das erstere,

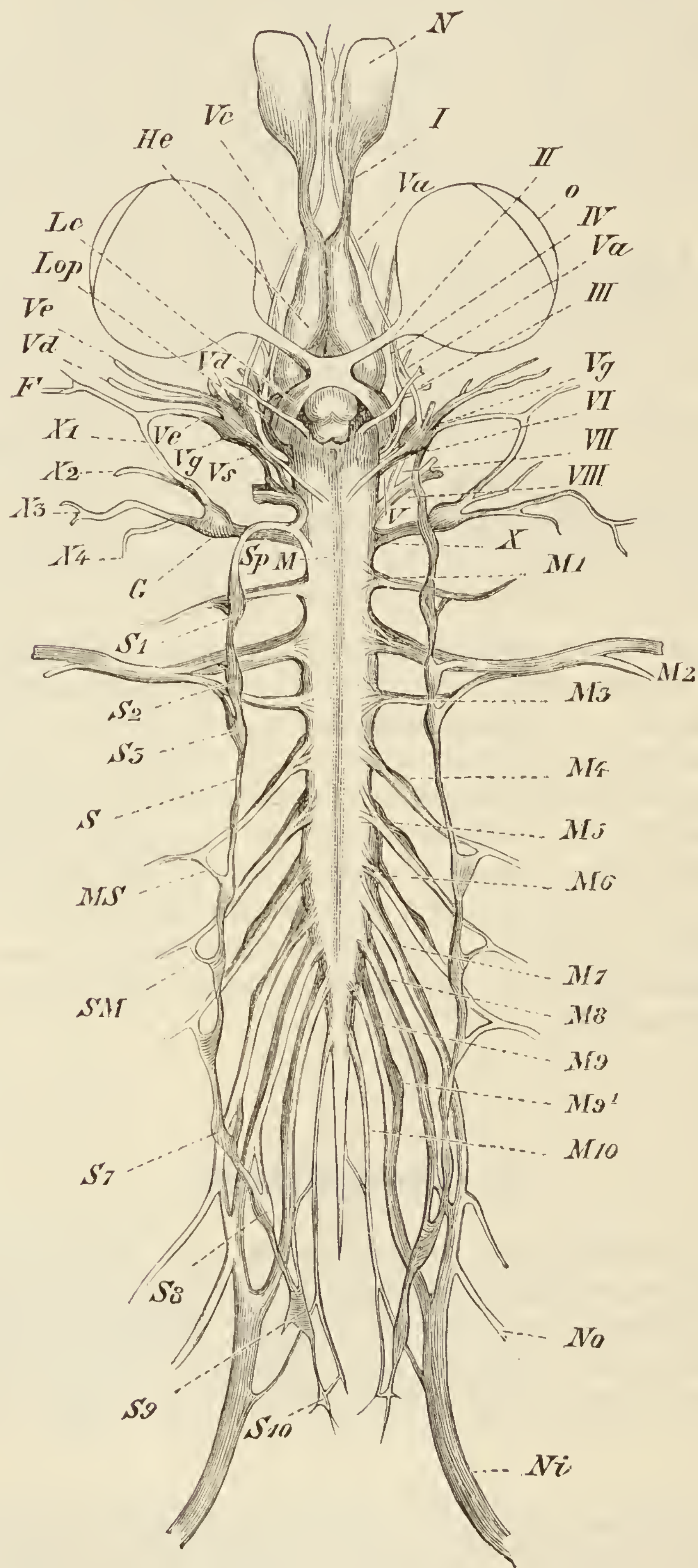


Fig. 214. Das gesammte Nervensystem des Frosches nach A. Ecker, *He* Grosshirnhemisphären (Vorderhirn), *Lop* Lobi optici (Mittelhirn), *M* Rückenmark, M^1—M^{10} Rückenmarksnerven, welche bei *SM* schlingenartige Verbindungen mit den Ganglien (S^1—S^{10}) des Sympathicus *S* eingehen, *No* Nervus cruralis, *Ni* Nervus ischiadicus, *I*—*X* Erstes bis zehntes Hirnnervenpaar (die Namen sind aus dem Text zu entnehmen), *G* Ganglion N. vagi, *Vg* Ganglion Gasseri, *o* Bulbus oculi, *N* Nasensack, *Va*—*Ve* die verschiedenen Aeste des Trigeminus, *F* N. facialis, *Vs* Verbindung des Sympathicus mit dem Ganglion Gasseri, X^1—X^4 die verschiedenen Aeste des Vagus.

unter welchem wir das **Gehirn** und **Rückenmark** begreifen, entsteht direct aus dem Ektoderm, während die peripheren Nerven mit ihren Ganglien erst secundär aus ihm hervorsprossen. Der Zeit nach als drittes entsteht das sympathische System und zwar in engstem Connex mit dem peripheren, doch kann erst später näher darauf eingegangen werden.

Wir wenden uns zunächst zur Anatomie des centralen Nervensystems und speciell zu der des Rückenmarkes.

I. Das centrale Nervensystem.

1) Das Rückenmark (Medulla spinalis).

Das centrale Nervensystem erscheint in seiner ersten Anlage als eine dorsal von der Rückensaite gelagerte Rinne, die sich (in der späteren Nackengegend beginnend) in der Richtung von vorne nach hinten allmälig zu einer Röhre schliesst und sich zugleich vom Ektoderm abschnürt **(Medullar-Rinne, Medullar-Röhre).** Der Verschluss des vorderen Abschnittes, aus dem später das Gehirn hervorgeht, erfolgt fast zu gleicher Zeit.

Die anfangs nur sehr dünnwandige Medullar- oder Neuralröhre zerfällt somit in früher Fötalzeit schon in zwei Hauptabtheilungen, die aber vorderhand noch ohne scharfe Grenzen in einander übergehen. Gehirn und Rückenmark verdanken somit ihre Entstehung einer und derselben einheitlichen Grundanlage.

Das Hinterende der Neuralröhre steht anfangs mit dem Darmrohre in offener Verbindung **(Ductus neuro-entericus),** bald aber verschwindet jener Verbindungsgang und das Rückenmark stellt dann einen, den Wirbelcanal in der Regel bei weitem nicht ausfüllenden cylindrischen, oder auch mehr oder weniger plattgedrückten Strang dar. Letzteres gilt z. B. für Amphioxus, Cyclostomen, Chimären, Dipnoër und theilweise auch noch für Amphibien und Reptilien, doch wechselt hier die Form oft nach verschiedenen Körperregionen [1]).

Die im Inneren des Rückenmarkes befindliche Höhle erstreckt sich von hinten bis zum vordersten Ende des Gehirns und verengt sich bei fortschreitender Entwicklung relativ um so mehr, je mehr die umschliessenden Wandungen sich verdicken; hie und da kommt es sogar zu einem theilweisen oder sogar gänzlichen Schwund des Canallumens im Rückenmark. Der übrig bleibende Hohlraum, welcher von einem Wimperepithel ausgekleidet ist, wird im Rückenmark als **Canalis centralis,** im Gehirn als **Ventrikel-Raum** bezeichnet.

Von hohem Interesse ist eine bei zahlreichen Wirbelthieren [2]) in embryonaler Zeit bestehende, theilweise **Segmentation der Medullar-**

---

1) Eine Ausnahme von dieser Regel machen nur die Cyclostomen, Teleostier und Lepidosteus (alle Knochenganoiden?), insofern es sich hier um eine compacte Anlage des Centralnervensystems und um eine erst secundär erfolgende Höhlung desselben handelt. Wenn auch in diesem Bildungsmodus kein principieller Unterschied zu sehen ist, so bleibt es doch immer sehr bemerkenswerth, dass hier die Medullarfalten so enge zusammengedrängt sind, dass ein gegen das Entoderm entspringender, solider Keil entsteht, welcher auch nach seiner Abschnürung vom Ektoderm noch solide ist.

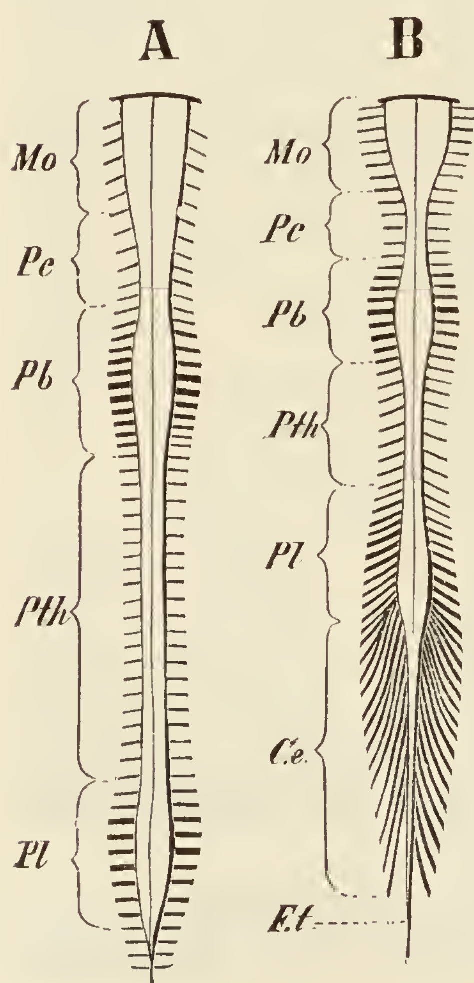
2) Jene Segmentation ist nachgewiesen von Bischoff beim Hund, von Dursy beim Rind, von Kupffer beim Menschen, beim Schaf, bei der Maus, bei Salamandra atra und bei Teleostiern. Bei letzteren sah sie auch Dohrn. Beim Hühnchen wurde sie von einer ganzen Anzahl von Forschern gesehen, so z. B. von K. E. v. Bär, Remak, Rabl u. a. Bei der Eidechse hat sie Beraneck nachgewiesen.

Röhre. Dieselbe erstreckt sich in der Regel über die Gegend des später noch genauer zu schildernden Nachhirns (Rautengrube), greift aber auch noch aufs Mittelhirn über.

Während nun nach vorne vom Mittelhirn in keiner Entwicklungsperiode eines Wirbelthiers eine Segmentation des Gehirns beobachtet wird, erstreckt sie sich beim Stichling auch noch caudalwärts von der Gehörblase, die sonst hiefür die hintere Grenze abzugeben pflegt, auf das Rückenmark. Ja bei den Embryonen von Salamandra atra gedeiht dieses Verhalten noch weiter, indem es hier zur Anlage von vierzehn Segmentpaaren kommt, wovon acht auf das Nach-, Hinter- und Mittelhirn, die übrigen aber auf das Rückenmark entfallen (Kupffer).

Alles weist darauf hin, dass wir hierin den Ausdruck einer primären allgemeinen **Metamerie** des Neuralrohres älterer Vertebratenformen erblicken dürfen und darauf deuten auch die äusseren Formverhältnisse des Rückenmarkes von Orthagoriscus und Trigla, sowie die Anordnung der grauen Centralmasse im Rückenmarke höherer Wirbelthiere hin.

Es räumt sich dies vortrefflich mit jener Auffassung von der Stammesentwicklung des Wirbelthierkörpers, wie ich sie früher schon bei Besprechung des Gliedmaassenskelets kundgegeben habe. Alles weist eben auf eine gegliederte Urform zurück.



Während nun das Rückenmark anfangs von gleichmässiger Dicke ist, treten an ihm bei fortschreitender Entwicklung in der Regel an ganz bestimmten Regionen Anschwellungen auf. Dies gilt für die Arm- und Lendengegend, d. h. für jene Stellen, wo es sich um Aussendung stärkerer, für die Gliedmaassen bestimmter Nerven handelt[1]).

Ursprünglich in gleicher Länge, wie das Wirbelrohr sich anlegend (Fig. 215, *A*), bleibt das Rückenmark später häufig im Wachsthum hinter jenem zurück und erscheint dann wesentlich kürzer. In diesem Falle (Primaten, Chiropteren, Insectivoren, Vögel, anure Batrachier) strahlt es an seinem Ende in ein Nervenbüschel, die sogen. Cauda equina (Fig. 215, *B*), auseinander; diese liegt meistens noch innerhalb des Wirbelcanales und

Fig. 215. Schematische Darstellung des Rückenmarkes mit den austretenden Nerven. A Ein solches, welches bis zur Schwanzspitze geht. B Ein anderes, welches weit nach vorne von letzterer schon aufhört und nur das Filum terminale *F.t.* nach hinten entsendet. *Mo* Medulla oblongata, *Pc* Plexus cervicalis, *Pb* Pl. brachialis, *Pth* Nervi thoracici, *Pl* Pl. lumbo-sacralis, *Ce* Cauda equina.

1) Eine ausnehmend starke Intumescentia sacrolumbalis besass das jurassische Dinosaurier-Genus Stegosaurus. Hier war der Sacral-Canal zu einem Hohlraum erweitert, der denjenigen des Schädels mindestens um das Zehnfache übertraf. Ob man nun aber hier auf ein entsprechend grosses Nervencentrum zu schliessen berechtigt ist, muss vorderhand noch dahingestellt bleiben.

lässt die Sacralnerven aus sich hervorgehen. Gleichwohl erstreckt sich auch unter solchen Verhältnissen noch eine axiale Verlängerung der Medulla weit nach hinten, allein dieselbe ist auf einen dünnen, fadenartigen Anhang reducirt (Filum terminale) (Fig. 215, *F.t*).

Der bilateral symmetrische Bau des Rückenmarkes spricht sich nicht nur in seiner Entwicklung, sondern auch in einer an seiner Dorsal- und Ventralseite verlaufenden Längsfurche aus und denkt man sich die Austrittsstellen der dorsalen (sensiblen) und der ventralen (motorischen) Nervenwurzeln je untereinander durch eine Längslinie verbunden, so lässt sich jede Rückenmarkshälfte in drei Stränge, nämlich in einen unteren (ventralen), seitlichen (lateralen) und oberen (dorsalen) zerfällen. Die menschliche Anatomie gebraucht hiefür die Bezeichnungen Vorder-, Seiten- und Hinterstränge (Fig. 216, *V*, *S*, *H*).

Was den feineren Bau des Rückenmarks betrifft, so lassen sich zwei Substanzen unterscheiden, eine weisse und eine graue. Was zunächst die letztere anbelangt, so ist sie etwa in der Form eines **H** angeordnet, so dass man auf dem Querschnitt ein meist stärkeres, vorderes und ein schwächeres, hinteres Paar von „Hörnern" („Säulen"), sowie eine dieselben verbindende, den Centralcanal einschliessende Commissur unterscheiden kann (Fig. 216, *C*, C^1).

Die graue Rückenmarks-Substanz besitzt vorzugsweise Ganglienzellen und zwar stets multipolare, mit oft reich verzweigten, die graue wie die weisse Substanz netzartig durchflechtenden Fortsätzen. Die weisse Substanz besteht dagegen einzig und allein aus Fasern verschiedenen Kalibers, die vorzugsweise in der Längsaxe der Medulla, jedoch auch zu Commissuren-Systemen zwischen Rechts und Links angeordnet sind.

Wie die weisse und graue Substanz in ihrer gegenseitigen Anordnung bei den verschiedenen Thiergruppen ein sehr verschiedenes Verhalten zeigt, so wechselt dieselbe auch nach verschiedenen Regionen des Rückenmarks bei einem und demselben Individuum. So hören z. B. gegen das Schwanzende der Amphibien und Reptilien die „Hörner" allmälig auf und das letzte Ende der Medulla kann nur noch von der den Centralcanal umgebenden, grauen Masse gebildet sein.

Die membranösen Hüllmassen des Rückenmarkes sollen später, im Zusammenhang mit denjenigen des Gehirns betrachtet werden.

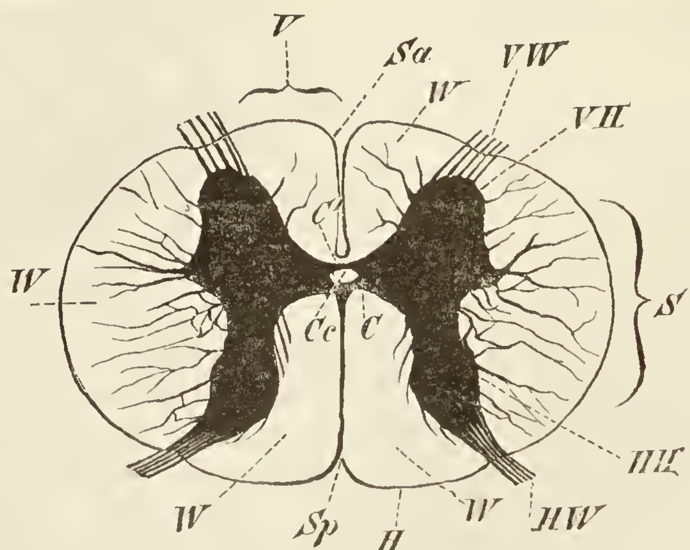


Fig. 216. Querschnitt durch das Rückenmark des Menschen, halbschematisch. *Sa*, *Sp* Sulcus longitudinalis anterior und posterior. *V*, *H*, *S* Vorder-, Hinter- und Seitenstränge, *Cc* Canalis centralis, von der grauen Commissur *C*, C^1 umschlossen, *W*, *W* weisse Nervensubstanz *VH*, *HH* Vorder- und Hinterhörner der grauen Substanz, *VW*, *HW* Vordere und hintere Wurzeln der Spinalnerven.

2) Das Gehirn (Cerebrum).

An jener vorderen Partie des Neuralrohres, welche schon sehr frühe eine grössere Dicke gewinnt, machen sich gleichzeitig drei Auftreibungen bemerklich, die man als **primitives Vorder-, Mittel-** und **Hinterhirnbläschen** bezeichnet (Fig. 217, *G*, *I*, *II*, *III*). Der Binnenraum entspricht, wie oben schon erwähnt, den späteren Ventrikeln und steht mit dem Centralcanal des Rückenmarkes in directer Verbindung.



Fig. 217. Embryonalanlage des centralen Nervensystems (Schema). *G* Gehirn mit seinen drei primitiven Bläschen *I*, ,*II* *III*), *R* Rückenmark.

Indem sich nun später das primitive Vorderhirn und Hinterhirn in je zwei Bläschen differenziren, kommt es zur Fünfzahl. Von vorne nach hinten gezählt heissen nun die einzelnen Abschnitte **secundäres Vorderhirn** oder **Grosshirn, Zwischen-, Mittel-, Hinter-** und **Nachhirn**, [Prosencephalon, Thalamencephalon, Mesencephalon, Metencephalon, Myelencephalon (Huxley)]. Das Mittelhirn wird auch als Vierhügelregion (ein der menschl. Anatomie entlehnter Ausdruck), das Hinterhirn als Kleinhirn und das Nachhirn als verlängertes Mark (Medulla oblongata) bezeichnet.

Aus dem secundären Vorderhirn, welches durch eine von vorne und oben her einschneidende Falte der Dura mater in zwei Halbkugeln **(Hemisphären)** zerfällt, gehen die Riechlappen hervor und indem sich basalwärts die Bläschenwand zu einem mächtigen Gangliencomplex verdickt, kann man letzteren als Stammzone (Corpus striatum ect.) dem übrigen Theil des Bläschens, welcher als Mantelzone (Pallium) bezeichnet wird, gegenüberstellen (Fig. 218, *VH*, *Olf*, *Cs*).

Dieser Hirntheil ist dazu berufen, in der Thierreihe die grösste Rolle zu spielen, denn von einer geringeren oder grösseren Entfaltung, beziehungsweise histologischen Differenzirung seiner Rindenzone („Rindengrau") hängt die niedrigere oder höhere geistige Stufe des Individuums ab.

Dem ensprechend werden wir ihn bei Säugern und vor Allem beim Menschen in höchster Ausbildung treffen. Letztere findet auch darin ihren Ausdruck, dass hier im Gegensatz zu den niederen Wir-

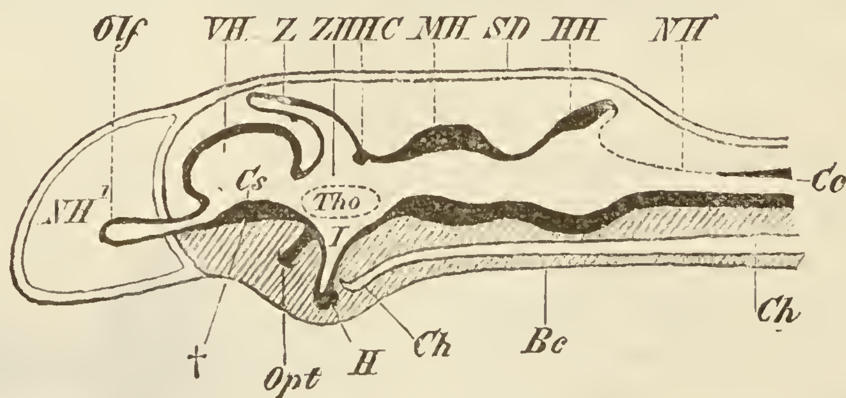


Fig. 218. Sagittalschnitt durch Schädel und Hirn eines (idealen) Wirbelthierembryos. Zum Theil nach Huxley. *Bc* Basis cranii, *Ch* Chorda dorsalis. *SD* Schädeldecke, *NH*¹ Nasenhöhle, *VH* secundäres Vorderhirn, basalwärts mit dem Corpus striatum (*Cs*), nach vorne mit dem ausgestülpten Lobus olfactorius (*Olf*), *ZH* Zwischenhirn (primäres Vorderhirn), welches sich dorsalwärts zur Zirbel (*Z*) und basalwärts zum Infundibulum (*I*) sammt Hypophyse (*H*) ausgezogen hat. Nach vorne hat sich der Sehnerv (*Opt*) und in der Seitenwand der Sehhügel (*Tho*) angelegt. *HC* hintere Commissur, *MH* Mittelhirn, *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn, *Cc* Canalis centralis.

belthieren, welche nur drei kleine, die Basaltheile des Gehirns verbindende Commissuren besitzen, beide Hemisphären mit einem Theil ihrer Medianfläche verwachsen und so zur Bildung jener grossen Commissuren-Systeme führen, die man als **Balken (Trabs s. Corpus callosum)** und als **Gewölbe (Fornix)** bezeichnet[1]).

Dazu kommt, dass, während die Aussenfläche der Hemisphären bei allen unter den Säugethieren stehenden Vertebraten in der Regel mehr oder weniger glatt erscheint, bei jenen Furchen (Sulci) und Windungen (Gyri) auftreten können. Sie beruhen auf Faltungen der grauen Rindenpartie (des „Rindengraus") und führen so zu einer mehr oder weniger starken Oberflächenvergrösserung derselben.

Aus dem Zwischenhirn, das nach vorne zu durch die sogenannte Lamina terminalis abgeschlossen wird, gehen folgende Gebilde hervor: durch Verdickung der Seitenwände die Thalami optici oder Sehhügel, durch eine basalwärts erfolgende, paarige Ausstülpung die primären Augenblasen, beziehungsweise die Sehnerven und die Retina (Fig. 218 *Tho, Opt*), durch ein schlauchförmiges Auswachsen des Daches die Zirbeldrüse (Glandula pinealis s. Ephiphysis) und endlich durch eine trichterartige Aussackung des Bodens der Trichter (Infundibulum) und ein Theil (hinterer Lappen) des Hirnanhanges (Hypophysis)[2]). (Fig. 218, *ZH, Z, I, H*).

Der zweite Abschnitt (vorderer Lappen) des Hirnanhanges entsteht durch eine allmälige Abschnürung aus dem Epithel der primären Mundbucht und bildet sich später in ein drüsenartiges, Bläschen und Schläuche enthaltendes Organ um, an welchem man bei Säugern zellige Elemente von zweierlei Chcarater unterscheiden kann. Die einen sind dunkel, grobkörnig, die anderen hell und der Gedanke, dass das Organ eine besimmte physiologische Function besitze, ist kaum von der Hand zu weisen (Flesch, Dostoiewsky).

Die bis jetzt betrachteten Hirnabschnitte, das primäre und das secundäre Vorderhirn, liegen vor dem Vorderende der Chorda (praechordales Hirn) und zeigen, worauf ich schon bei der Entwicklung der Neuralröhre hingewiesen habe, in keiner Entwicklungsperiode eine Segmentation. Aus diesem Grunde fallen sie unter ganz andern morphologischen Gesichtspunkt, als die weiter nach hinten, im Bereich der Chorda liegenden Hirnabschnitte (chordales oder spinales Hirn). Diese unterliegen, abgesehen vom Hinterhirn, welches sich bei höheren Typen, ähnlich wie das secundäre Vorderhirn,

1) Auch bei gewissen Reptilien ist übrigens schon ein Fornix spurweise angelegt. So hat ihn Rabl-Rückhard bei Psammosaurus nachgewiesen. Neuerdings wird auch bei Amphibien (siehe diese) die Existenz einer Balken-Anlage behauptet.

2) Ueber die Bedeutung der Epiphysis und Hypophysis sind die Meinungen noch sehr getheilt. Die einen Forscher betrachten die Epiphysis als ein Homologen des vorderen Neuroporus der Ascidien und Amphioxus-Embryonen, also als ein Umbildungsproduct einer letzten Verbindung des Hirns mit der Oberhaut. Andere wollen darin den letzten Rest eines Sinnesorganes und zwar in Anbetracht der mit den Augenblasen übereinstimmenden Entstehung den einer unpaaren Augenanlage erblicken (Ahlborn) (vergl. das Reptilien-Gehirn). Wieder andere betrachten die Ausstülpung der Zirbel (Götte, Balfour, van Wyhe) unter dem Gesichtspunkt einer secundären Erscheinung.

Die Hypophysis soll nach neueren Untersuchungen einer praeoralen und dem entsprechend einer ursprünglich paarig auftretenden Kiemenspalte entsprechen, die nicht mehr zum seitlichen Durchbruch gelangt. Nach A. Dohrn, dem Vertreter jener Ansicht, schnürt sich die Hypophysis bei Ammocoetes von ihrer ursprünglichen Einstülpungsöffnung nie ab, und da sie in die Einstülpung der Nase mit einbezogen wird, so erscheint sie gewissermaassen als eine Einstülpung der letzteren und nicht der Mundbucht.

in zwei Seitentheile (Hemisphären) und einen diese verbindenden mittleren unpaaren Abschnitt, den sogen. Wurm, differenzirt, keinem so starken Umbildungsprocess, als die zwei vordersten Hirnbläschen. Es sei deshalb nur noch darauf hingewiesen, dass aus dem Mittelhirnbläschen die oben schon genannte Vierhügel-Region mit den basalwärts daran sich schliessenden Grosshirnschenkeln (Crura cerebri) entsteht, und dass das Dach des Nachhirns, d. h. der Medulla oblongata, eine Rückbildung erleidet, während sich der Boden stark verdickt resp. die sogenannte Brücke bildet. Bemerkenswerth ist, dass im Bereich des Nachhirns die Ursprünge der meisten Hirnnerven liegen, ein Umstand, der für die hohe physiologische Bedeutung jenes Hirntheiles schwer genug in die Wagschale fällt.

Bei der weiteren Entwicklung des Gehirns spielen sich nun noch folgende wichtige Vorgänge ab.

Die Wände der Hirnbläschen verdicken sich mehr und mehr, so dass der zu den **Ventrikeln** sich umgestaltende Binnenraum eine immer grössere Beschränkung erfährt.

Stets kann man ein in der Längsachse des Gehirns liegendes, unpaares, sowie ein paariges Ventrikelsystem unterscheiden. Letzteres (Fig. 219, *SV*) liegt in den Hemisphären des Vorderhirns, ist unter dem Namen der Seitenventrikel (Ventriculus *I* und *II*) bekannt und communicirt jederseits durch eine Oeffnung, das Foramen Monroi (Fig. 219 *FM*), mit dem unpaaren Ventrikelsystem[1]). Letzteres besteht aus dem dritten, welches übrigens nach Bildung seitlicher Aussackungen da und dort ebenfalls einen paarigen Character erhalten kann, ferner dem vierten und aus dem fünften Ventrikel sowie aus der sogen. Wasserleitung (Aquaeductus Sylvii). Ueber die genaueren Details, wie namentlich über die Lagebeziehungen der einzelnen Ventrikel zu den verschiedenen Hirntheilen vergl. die Figur 219. Im engsten Anschluss an die Entstehung des Balkens und Gewölbes (Septum pellucidum) tritt zu den genannten Ventrikeln bei Säugern noch der soeben erwähnte fünfte hinzu. Er ist somit den übrigen nicht gleichwerthig, sondern fällt unter einen ganz anderen Gesichtspunkt.

Lagen nun Anfangs alle fünf Hirnbläschen in einer Horizontalen, so tritt jetzt im Lauf der Entwicklung die sogen. **Hirnbeuge** auf, d. h. die Bläschen beschreiben mit ihrer Achse einen ven-

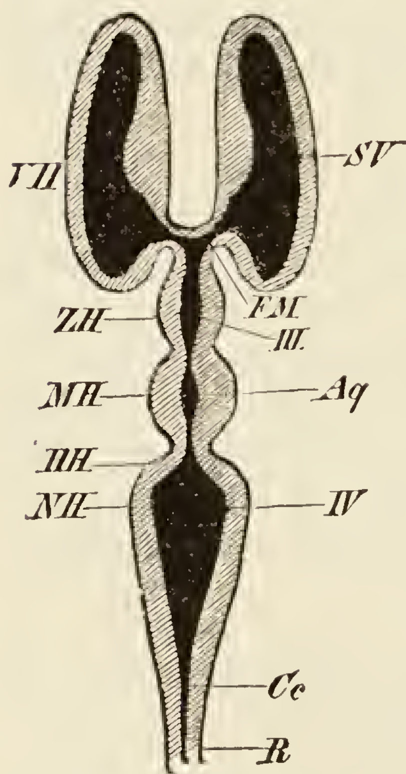


Fig 219. Schema der Ventrikel des Wirbelthierhirnes. *VH* Secundäres Vorderhirn (Grosshirn-Hemisphären) mit den Seitenventrikeln *SV*, *ZH* Zwischenhirn mit dem dritten Ventrikel (*III*), in seiner Vorwärtsverlängerung liegt bei Säugethieren das paarige Septum pellucidum, welches den fünften Ventrikel einschliesst. Dieser ist auf der Figur nicht eingezeichnet. Durch eine enge Oeffnung (Foramen Monroi) stehen die Seitenventrikel mit dem III. Ventrikel in Communication (*FM*). *MH* Mittelhirn, welches den Verbindungscanal (Aquaeductus Sylvii) zwischen dem III. und IV. Ventrikel einschliesst (*Aq*). *HH* Hinterhirn, *HN* Nachhirn mit dem IV. Ventrikel (IV), *Cc* Canalis centralis des Rückenmarks (*R*).

1) Das Zustandekommen, beziehungsweise die fortschreitende Verkleinerung des Foramen Monroi während der Entwicklung der Gehirns, lässt sich durch das oben schon erwähnte, immer tiefere Einschneiden der Falx cerebri gut verstehen.

tralwärts offenen Bogen, so dass das Mittelhirn in einer gewissen Periode die höchste Kuppe desselben darstellt (Fig. 220). Man nennt dies die Scheitelbeuge *(SB)* und stellt ihr zwei weitere, namentlich bei Säugern deutliche Beugestellen als Brücken- und Nackenbeuge gegenüber (Fig. 220 *BB*, *NB*). Dabei spielt sowohl das Schädelwachsthum als auch die rasch zunehmende Längenausdehnung des Gehirnes eine grosse Rolle. Es handelt sich theils um eine Art von Umkippen des Hirnrohres, theils wird dasselbe von hinten und vorne her zusammengeschoben und mannigfach gekrümmt.

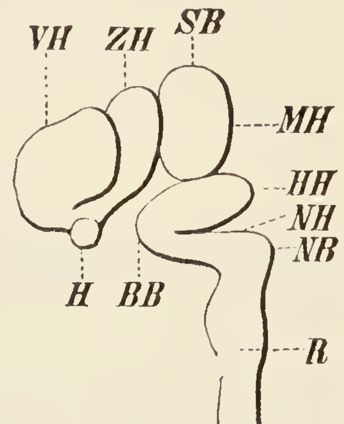


Fig. 220. Hirnbeuge eines Säugethiers. *VH* Vorderhirn, *ZH* Zwischenhirn mit der basalwärts liegenden Hypophyse *H*, *MH* Mittelhirn, welches bei *SB* den höchst liegenden Theil des gesammten Hirnrohres, die sog. ,,Scheitelbeuge", repräsentirt. *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn, bei *NB* die ,,Nackenbeuge" bildend. An der vorderen Circumferenz des Ueberganges von *HH* in *NH* entsteht die ,,Brückenbeuge". *R* Rückenmark.

Während nun diese Krümmungen bei Fischen und Amphibien später wieder so gut wie ganz ausgeglichen werden, persistiren sie mehr oder weniger stark bei höheren Typen, wie vor Allem bei den Säugern. Hier werden die ursprünglichen Verhältnisse namentlich



Fig. 221. Hirn von Bombinator igneus in situ, Medianschnitt durch den Schädel.

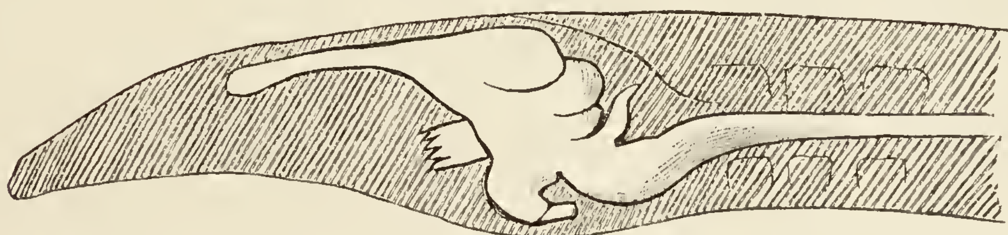


Fig. 222. Hirn von Lacerta agilis in situ, Medianschnitt durch den Schädel.



Fig. 223. Hirn von Columba domestica in situ, Schnitt wie oben. *VH* Vorderhirn, *C* Commissur, *H* Hypophyse mit Infundibulum (*Inf*), *II* Sehnerv, *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn, *R* Rückenmark.

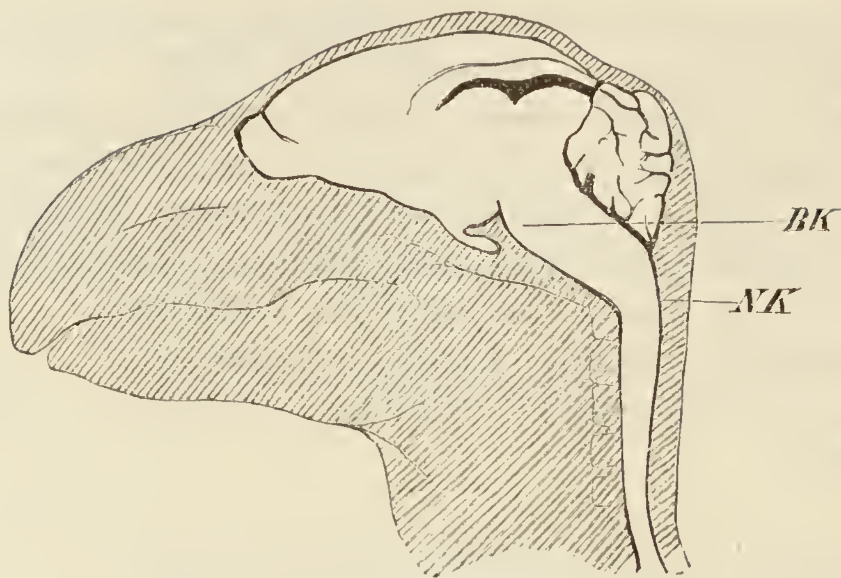


Fig. 224. Hirn von Cavia cobaia in situ, Medianschnitt durch den Schädel. *BK* Brücken-, *NK* Nackenbeuge.

auch dadurch noch complicirt, dass die Hemisphären des secundären Vorderhirnes eine gewaltige Ausdehnung erreichend nach hinten wachsen und so sämmtliche übrigen Hirntheile allmälig überlagern. Dieser Zustand wird am vollkommensten beim Menschen erreicht. In Folge dessen wird aus der ursprünglichen Hintereinanderlagerung der einzelnen Hirnabschnitte eine derartige Uebereinanderlagerung, dass das Zwischen-, Mittel-, Hinter- und Nachhirn basalwärts von den Grosshirnhemisphären zu liegen kommen.

Hirn- und Rückenmarkshäute.

Aus der Differenzirung einer indifferenten, zwischen den Centralorganen des Nervensystems und den umgebenden Skelettheilen gelegenen Bindegewebsschicht gehen die **Umhüllungsmembranen** des Gehirnes und Rückenmarkes hervor. Bei Fischen unterscheidet man nur zwei Häute, eine die Innenfläche der Schädelkapsel überziehende **Dura-** und eine das Gehirn bedeckende **Pia mater.** Letztere entspricht zugleich der **Arachnoidea** der höheren Wirbelthiere und diese ist also hier noch nicht als besondere Haut differenzirt. Sowohl die Dura als die Pia mater führen Gefässe und zwar dient die erstere als Matrix, d. h. als Perichondrium resp. als Periost der Schädelkapsel, letztere dagegen, welche ungleich gefässreicher ist, hat es mit der Ernährung des Gehirns selbst zu schaffen. Die Dura mater[1]) besteht aus zwei Lamellen, die aber nur bei niederen Wirbelthieren im Bereich des ganzen Centralnervensystems getrennt bleiben. Bei höheren Vertebraten persistirt die Doppelnatur nur deutlich im Bereich der Wirbelsäule, im Schädel dagegen kommt es zur Verwachsung. Da nun das Gehirn der Fische die Schädelkapsel lange nicht ausfüllt, so liegt zwischen beiden ein grosser pericerebraler, beziehungsweise perimedul-

---

1) Bei den Säugethieren erzeugt sie Fortsätze gegen das Gehirn herein, die man als Sichel (Falx) und als Zelt (Tentorium) bezeichnet Jene senkt sich in die grosse Sagittalspalte zwischen beiden Vorderhirnhälften hinein, diese dagegen kommt zwischen das Hinterhirn und die Occipitallappen des Vorderhirns zu liegen und kann wohl auch verknöchern. Die Dura mater der Säugethiere umschliesst sogenannte **Blutleiter**, welche, das venöse Blut des Gehirnes aufnehmend, in der Vena jugularis interna confluiren (siehe Gefässsystem).

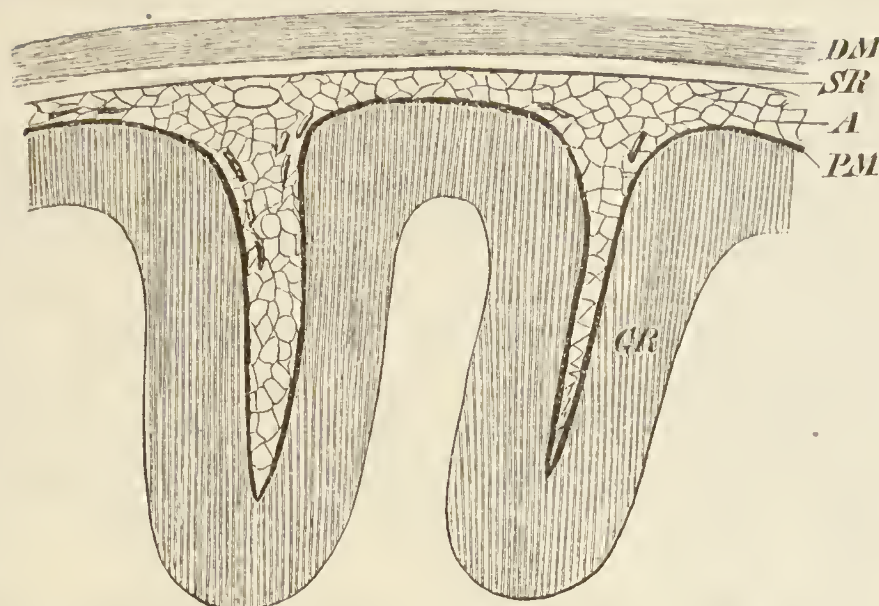


Fig. 225. Hirnhäute des Menschen (nach Schwalbe). *DM* Dura mater, *SR* Subduralraum, *A* Arachnoidea, *PM* Pia mater, *GR* Graue Rindensubstanz des Gehirns.

larer Lymphraum und dieser entspricht dem sogen. Subduralraum der höheren Wirbelthiere (Fig. 225 *SR*).

Eine Differenzirung jener primären Gefässhaut des Gehirns in Pia und Arachnoidea geht so vor sich, dass sie sich an jenen Stellen, wo tiefere Einschnitte zwischen einzelnen Hirntheilen vorkommen, in zwei Lamellen trennt, wovon nur die tiefere dem Gehirn fest anhaftet und in Form der Telae chorioideae und Plexus chorioidei auch in den Ventrikel eindringt, während sich die oberflächliche über den Einschnitt hinüberspannt (Fig. 225).

So entsteht also zwischen beiden ein lymphoider Spaltraum, das sogen. Cavum subarachnoideale, welches jedoch niemals den Grad der selbständigen Differenzirung erreicht, wie der Subduralraum.

Indem ich mich jetzt zur Schilderung des Gehirns der einzelnen Thiergruppen wende, will ich bemerken, dass ich die Gehirnnerven als eigenes Kapitel abhandeln und sie deshalb hier ganz aus dem Spiele lassen werde. Uebrigens sind dieselben auf den betreffenden Figuren so genau eingezeichnet, dass ihre Lagebeziehungen ohne Weiteres deutlich zu erkennen sind. Sie figuriren stets unter den, der menschlichen Anatomie entlehnten Bezeichnungen resp. Zahlen.

Fische.

ACRANIER.

Mit dem Mangel eines Schädels fehlt dem **Amphioxus** auch ein eigentliches Gehirn. Immerhin kann man aber von einer conischen Auftreibung des vorderen Rückenmarkendes und in derselben von einer Erweiterung des Centralcanals, also von einem Hohlraum sprechen, der sich nach hinten gegen den Centralcanal des Rückenmarks hin allmälig verjüngt und der einem Ventrikel homolog zu erachten ist. Viel schwieriger dürfte jedoch die Frage zu beantworten sein, welchem unter den Hirnventrikeln der übrigen Vertebraten er entspreche? Wenn auch hierauf keine ganz sichere Antwort zu geben ist, so kann man doch am ehesten an den dritten und vierten denken und zwar aus folgenden Gründen. Da die Chorda des Amphioxus sich bis zum vordersten

Leibesende erstreckt, so kann auch, wie schon oben hervorgehoben wurde, der darüber liegende Hirntheil nur dem chordalen Gehirnabschnitt der übrigen Vertebraten d. h. dem Nachhirn, Hinter- und Mittelhirn, sowie jenem Theil des Zwischenhirnes entsprechen, der sich dorsalwärts gegen die Schädeldecke als Zirbelschlauch ausstülpt. Mit einem solchen möchte ich nämlich die nach oben zur Kopfoberfläche gerichtete, von Andern als Bulbus olfactorius aufgefasste, kaminartige Fortsetzung des Amphioxusventrikel vergleichen. Weist doch die Entwicklunsgeschichte darauf hin, dass bei allen Wirbelthieren ohne Ausnahme eine Zeit existirt, wo sich die Höhle des Zwischenhirns durch eine lange Zirbelröhre mehr oder weniger weit bis gegen die Schädeldecke fortsetzt oder letztere wohl auch durchbricht.

Man kann sagen, dass die Grösse und Ausdehnung der Zirbelröhre und, wie ich gleich hinzufügen kann, auch diejenige des Infundibulums mit der Hypophyse in umgekehrtem Verhältniss steht zu der Höhe der Entwicklungsstufe ihres Trägers. Somit wird man dieselbe bei Fischen, wie vor Allem bei Selachiern, in schönster Entwicklung treffen.

CYCLOSTOMEN.

Was bei der ausserordentlich niederen Gehirnanlage der Larve von Petromyzon d. h. von **Ammocoetes** vor Allem in die Augen springt, das ist die übermächtige Entwicklung des Nachhirns im Gegensatz zu den übrigen Hirnregionen, indem alle diese zusammengenommen von jenem an Länge noch übertroffen werden (Fig 226, *NH*).

Das Mittelhirn *(MH)* ist wurstartig in die Länge gestreckt und von dem, mit einer grossen Zirbel *(Z)* und einem deutlichem Infundibulum versehenen Zwischenhirn *(ZH)* nur undeutlich abgesetzt.

Unstreitig das grösste Interesse aber nimmt der in der Einleitung als Manteltheil oder Pallium bezeichnete Abschnitt des secundären Vorderhirnes in Anspruch, da er nur aus einer zusammenhängenden, einschichtigen Lage von Epithelzellen besteht. Diese wird an ihrer Dorsalfläche von der Pia mater überzogen und so handelt es sich also hier — und dasselbe gilt nach Rabl-Rückhard auch für das secundäre Vorderhirn der Knochenfische — um ein Verharren auf jener niederen Entwicklungsstufe, wo das Grosshirn noch eine dünnwandige, dorsalwärts noch unpaare, d. h. noch durch keine Mantelspalte in zwei Hälften getheilte Blase darstellt (Ahlborn). Vergl. Fig. 230. Auf der Figur 226 ist der Manteltheil entfernt, dagegen ist bei *VH* der Stammtheil des Grosshirnes mit seiner freien Höhlenfläche, dem Corpus striatum, erhalten. Vorne schliessen sich an letzteres die Riechlappen *(Lol)* an[1]).

---

1) In der Fötalperiode aller Vertebraten (— bei **Cyclostomen** persistirt dieses Verhalten zeitlebens —) stösst der jederseitige, der zugehörigen Hemisphäre unmittelbar aufsitzende Riechlappen direkt an die Riechschleimhaut, in die er mit zahlreichen kleinen Fäden durchbricht. Erst später, wenn durch Wachsthumsvorgänge des Schädels Riechorgan und Gehirn auseinanderrücken, spinnt sich ein diese beiden Theile verbindender Riechnerv (Tractus) aus und der Riechlappen bleibt dann an das Riechorgan gebunden, ist also weit vom Gehirn abgerückt. Selachier besitzen kürzere, dickere — Teleostier in der Regel längere, schlankere Riechnerven-Tractus.

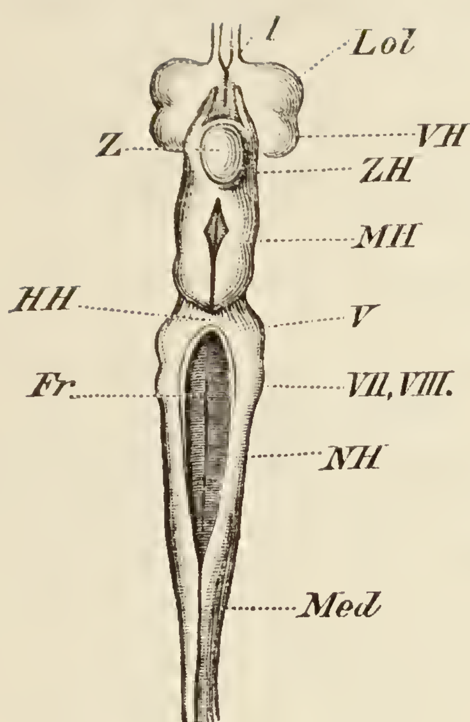


Fig. 226.

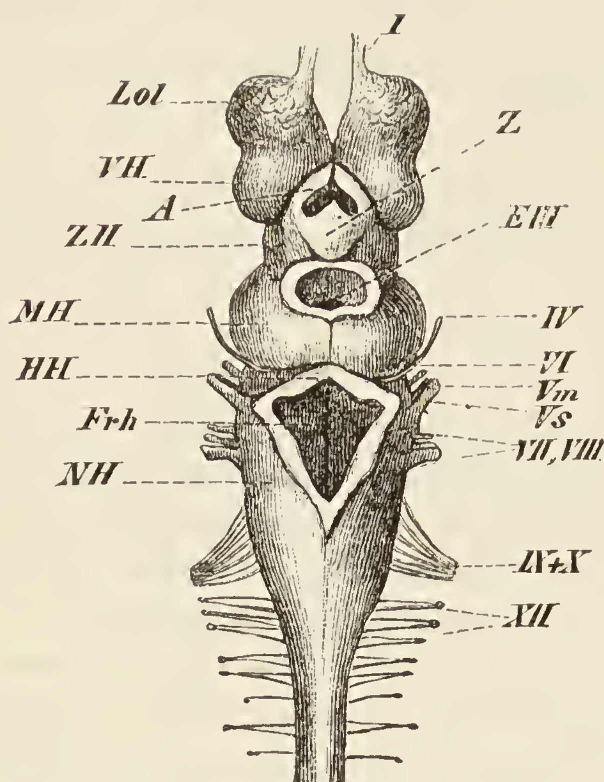


Fig. 227.

Fig. 226. Hirn von Ammocoetes, dorsale Ansicht. *Lol* Lobi olfactorii mit den Riechnerven (*I*), *VH* Vorderhirn, *ZH* Zwischenhirn mit der Zirbeldrüse (*Z*), *MH* Mittelhirn, *HH* Hinterhirn, lateralwärts davon die Ursprungsstelle des Trigeminus (*V*), *NH* Nachhirn mit der Fossa rhomboidalis (*Fr*) und der Ursprungsstelle des Facialis und Acusticus (*VII, VIII*), *Med* Medulla spinalis.

Fig. 227. Gehirn von Petromyzon Planeri, dorsale Ansicht. *Lol* Lobus olfactorius mit dem Riechnerv (*I*), *VH* Vorderhirn, *ZH* Zwischenhirn mit der Zirbeldrüse (*Z*). Letztere verlängert sich in zwei nach vorne convergierende Stiele (*A*), *MH* Mittelhirn mit dem Eingang in den III. Ventrikel (*EIII*), *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn, *IV* Trochlearis, *Vm*, *Vs* motorische und sensible Wurzel des Trigeminus, *VI* Abducens, *VII*, *VIII* Facialis und Acusticus, *IX* + *X* Glossopharyngeus und Vagus, *XII* Hypoglossus. *Frh* Fossa rhomboidalis.

Mit dieser niederen Entwicklungsstufe des Querdergehirns, die dasselbe nur als eine Reflexmaschine erscheinen lässt, stimmt auch das langgestreckte, über die übrigen Hirnpartieen stark dominirende Nachhirn gut überein. Dasselbe verleiht dem Gehirn gleichsam einen spinalen Typus und mit diesem primitiven Verhalten stehen auch die dünnen Wandungen aller Hirntheile, sowie die nie einen sehr hohen Grad erreichende Kopfbeuge im Einklang.

Sämmtliche Ventrikel stehen unter sich in weitester Communication und sind kaum ordentlich von einander abgesetzt; der vierte ist von einem reichentwickelten, maschigen Gewebe überlagert, das einer in Längs- und zahlreiche Querfalten gelegten Hirndecke entspricht und dessen Hohlräume wohl mit einem Cavum subarachnoidale zu homologisiren sind. Räumt man es weg, so liegt die Fossa rhomboidalis in grosser Ausdehnung zu Tage (Wiedersheim).

So langgestreckt und schlank das Querdergehirn ist, so kurz und gedrungen erscheint uns das Gehirn des geschlechtsreifen Thieres, wie z. B. von **Petromyzon Planeri.** Die einzelnen Regionen treten viel schärfer hervor, sie sind mehr abgerundet und in die Breite entwickelt. Dies gilt vor Allem für das gewaltige Mittelhirn, welches sich seitlich weit ausbaucht und in der dorsalen Mittellinie leicht eingefurcht ist (Fig. 227) und nach hinten direkt an den zarten, lippigen Saum grenzt, welcher den Eingang zum vierten Ventrikel umsäumt. Drängt man die vordere Lamelle dieses Saums von dem Mittelhirn etwas ab,

so sieht man ein schmales Bändchen quer vor die Fossa rhomboidalis herüberziehen und dieses ist als Hinterhirn (Cerebellum) *(IIII)* zu betrachten.

Der bei Ammocoetes auf der Oberfläche des Mittelhirns befindliche, zarte Längsschlitz ist bei Petromyzon zu einem quer-ovalen Loch geworden. Vor diesem, nur durch die hintere Commissur von ihm getrennt, liegt auf dem Dach des Zwischenhirns eine knopfartige, nach vorne in zwei Schenkel auslaufende Prominenz (Fig. 227, *Z*, *A*). Die beiden Schenkel schliessen eine herzförmige Oeffnung ein, welche durch eine zarte transparente Haut abgeschlossen wird. Dies geschieht in der Art, dass sich letztere, von der ganzen Circumferenz der Oeffnung entspringend, kegelartig gegen die Schädeldecke erhebt. Der so gebildete häutige Kegel ist von oben her durch eine weisse, kuchenartige Masse oder Scheibe abgeschlossen und wir haben in dem ganzen Apparat die histologisch umgeänderte Zirbel[1]) zu erblicken. Basalwärts am Zwischenhirn liegt die hohle Hypophyse, deren Lumen mit dem dritten Ventrikel in Communication steht. Ein Infundibulum ist nicht deutlich entwickelt. Eine hinter dem Hirnanhang liegende, rundlich-ovale Protuberanz entspricht den sogenannten Lobi inferiores der Knochenfische und auch den Myxinoiden kommt diese Anschwellung zu.

Das Vorderhirn (Fig. 227, *VH*) mit den ihm an Grösse reichlich gleichkommenden Riechlappen *(Lol)* zeigt, abgesehen von einem grösseren Volumen, keine besonderen Abweichungen von demjenigen des Ammocoetes, und dies gilt auch für die epitheliale Natur des Palliums. Erwähnenswerth ist etwa noch die rauhe, oft wie traubig aussehende Oberfläche der Lobi olfactorii

Das Gehirn der **Myxinoiden**, dessen Entwicklungsgeschichte immer noch als pium desiderium zu betrachten ist, unterscheidet sich in seiner äusseren Configuration bedeutend von demjenigen der Petromyzonten. Es zeigt durchweg eine niedrigere Entwicklungsstufe. Die einzelnen Gehirnbläschen liegen, durch Querfurchen von einander getrennt, dicht hinter einander und da sie sehr in die Breite entwickelt sind, so sieht das ganze Gehirn aus, als wären die einzelnen Regionen von vorne und hinten in einander geschoben. Folgende Punkte trennen es scharf vom Petromyzontengehirn. Das Vorderhirn bildet weitaus den voluminösesten Theil, während das Mittelhirn mehr zurücktritt. Die vorderen, seitlichen Kanten des Nachhirns springen in Gestalt der zwei Lobi Trigemini zapfenartig vor. Die Ventrikel des Myxinoidengehirns zeigen eine sehr beschränkte Ausdehnung, im Vorderhirn fehlen sie gänzlich[2]) und im Gebiet des Trigonum cinereum sowie des Infundibulums und der Fossa rhomboidalis sind sie auf enge Spalträume reducirt. Die Hypophyse ist ein kleines, durch einen kurzen Stiel mit der Basis des Zwischenhirns verbundenes, glatt-rundliches Gebilde. Das durch eine Längsfurche in zwei Hälften zerfallende Kleinhirn ist ein dreieckiger

---

1) Wie das Studium der Entwicklungsgeschichte von Petromyzon Planeri gezeigt hat, handelt es sich bei diesem Thier in keiner Periode um eine Durchbrechung der Schädeldecken seitens der Zirbel.

2) Dies scheint mir darauf hinzuweisen, dass jener bisher als Vorderhirn beschriebene Hirnabschnitt, ganz ebenso wie bei Petromyzonten und Teleostiern, nur dem Basalganglion eines solchen d. h. nur der Insula Reilii mit Corpus striatum entspricht und dass das Pallium so gut wie dort, auf embryonaler Stufe stehen bleibend, epithelialer Natur sein muss.

Lappen, der mit seiner Spitze so weit in die Fossa rhomboidalis hineinragt, dass diese von ihm dorsalwärts ganz abgeschlossen wird.

Das Gehirn von Bdellostoma ist etwas schlanker als das von Myxine, stimmt aber sonst mit ihm überein.

SELACHIER.

Wie das Gehirn der Cyclostomen, so stellt auch dasjenige der Selachier einen besonderen, in sich abgeschlossenen Entwicklungstypus dar, allein es kommt hier zu einer viel reicheren Ausgestaltung der einzelnen Hirnregionen. Nach der äusseren Form kann man zwei grosse Gruppen von Selachiergehirnen aufstellen. Während nämlich das Gehirn der Spinaces, Scymni und Notidani sehr schlank und in die Länge gestreckt ist, sind bei den übrigen Selachiern die einzelnen Theile mehr oder weniger zusammengeschoben, so dass das Gehirn verkürzt erscheint.

Bei den meisten, aber nicht bei allen Selachiern zeichnet sich das Vorderhirn durch seine hervorragende Grösse gegenüber den übrigen Hirnabschnitten aus. Es stellt einen in seiner Form sehr wechselnden Körper dar mit glatter Oberfläche, an dem sich durch eine von vorne her in die Mittellinie einschneidende Furche eine paarige, symmetrische Anlage bald mehr bald weniger ausspricht, doch kann dieselbe auch ganz fehlen wie z. B. bei Carcharias lamia Risso. Die ventrale Fläche ist gewöhnlich, doch nicht immer, abgeplattet und auf der dorsalen machen sich häufig ein oder zwei Paare von Prominenzen bemerklich: lateralwärts und vorne entspringen die Tractus nervi olfactorii, an die sich vorne der Lobus oder Bulbus olfactorius anschliesst (vergl. die Anmerkung auf pag. 286). Sie sind von sehr verschiedener Länge, so z. B. ausserordentlich entwickelt bei Carcharias, Notidanus, Squatina und dann wieder sehr kurz, wie bei Scyllium catulus, bei Mustelus u. A. oder auch ganz fehlend (Raja miraletus). Nicht minder schwankend verhalten sich die Ventrikel des Vorderhirns. Bald weit und geräumig, bald auf enge Spalträume reducirt, stehen sie in umgekehrter Proportion zur Dicke der Ventrikelwandung. Nach hinten stehen sie in Communication mit dem III. Ventrikel, nach vorne setzen sie sich in den Tractus und in die Lobi olfactorii hinein fort. Der Lobus olfactorius der meisten Selachier besitzt eine dorsale Furche und zerfällt so in zwei Hälften (Rohon). Bei manchen Rochen kann er mehrfach gelappt sein [1]).

Das Zwischenhirn erscheint bei allen Haien wie eine schmale, zwischen Vorder- und Mittelhirn eingekeilte Commissur, welche in kürzerer oder längerer Ausdehnung dorsalwärts frei zu Tage liegt. Im Innern liegt der unpaare III. Ventrikel, der seitlich von zwei kleinen, grauen Knötchen, den Thalami optici (Tubercula intermedia aut.) begrenzt wird. Nach abwärts setzt sich der III. Ventrikel in das Infundibulum fort und vorne davon entspringen die Sehnerven unter Bildung eines Chiasmas (Fig. 229, *II*). Die Hypophysis (*H*) ist bei Selachiern stets compact, besitzt also keine Höhle in ihrem Innern.

Sehr interessant verhält sich das Dach des III. Ventrikels. Während es nämlich in seinem vorderen Bezirk theils aus Pia, theils aus Plexus

1) Vergl. pag. 286 und das Capitel über den Nerv. olfactorius.

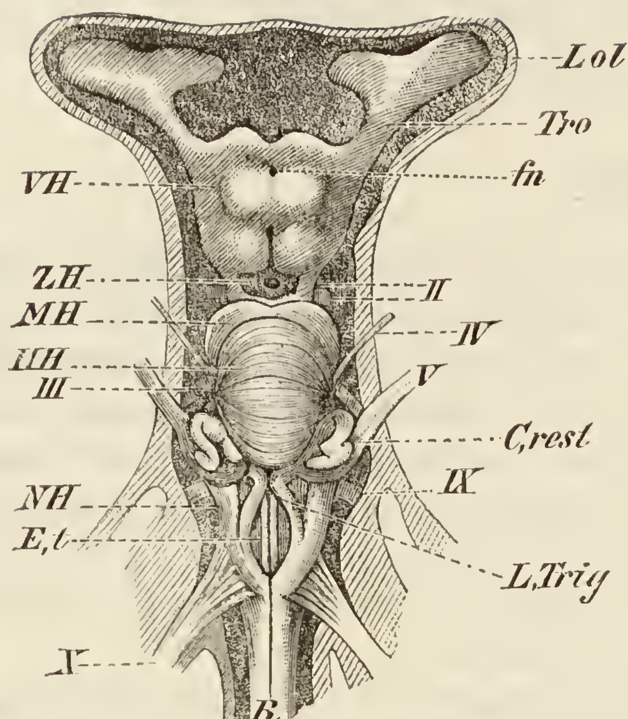


Fig. 228.

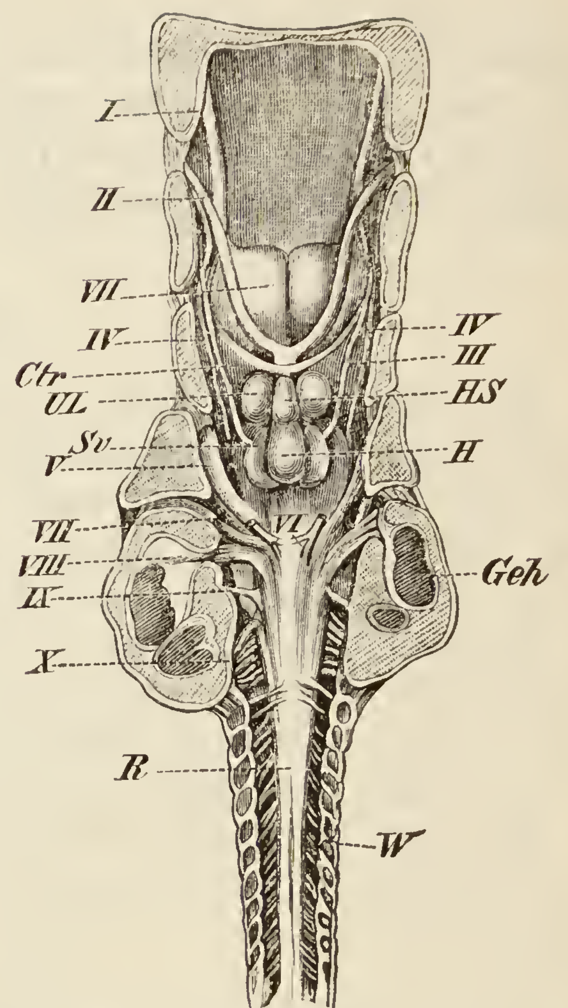


Fig. 229.

Fig. 228. Gehirn von Galeus canis in situ, Dorsalansicht. Nach Rohon. *Lol* Lobus olfactorius, *Tro* Tractus nervi olfactorii, *VH* Vorderhirn, bei *fn* mit einem Foramen nutritium (Gefässloch) versehen, *ZH* Zwischenhirn, *MH* Mittelhirn, *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn, *R* Rückenmark, *II* N. opticus, *III* N. oculomotorius, *IV* N. trochlearis, *V* Trigeminus, *L,Trig* Lobus Trigemini, *C,rest* Corpus restiforme, *IX* Glossopharyngeus, *X* Vagus, *E,t* Eminentiae teretes.

Fig. 229. Gehirn von Myliobatis aquila in situ, Ventralansicht. Nach Rohon. *I* Olfactorius, *II* Opticus, *III* Oculomotorius, *IV* Trochlearis, *V* Trigeminus, *VI* Abducens, *VII* Facialis, *VIII* Acusticus, *IX* Glossopharyngeus, *X* Vagus, *VH* Vorderhirn, *H*, *HS* Hypophyse mit Hypophysenstiel, *UL* Unterlappen (Lobi inferiores), *Sv* Saccus vasculosus, *Ctr* Commissura transversa, *Geh* Gehörkapsel, *W* Wirbelsäule, *R* Rückenmark.

chorioidei, welche den sog. Hirnschlitz bedecken, gebildet wird, erhebt sich von seinem hinteren Ende die fadenartig gestaltete Zirbel, an der man eine äussere, bindegewebige, gefässtragende und eine innere Schicht, welch' letztere die directe Fortsetzung der Hirnrinde darstellt, unterscheiden kann. Bei verschiedenen Selachiern von sehr verschiedener Länge überragt sie im Fall der grössten Ausdehnung das Vorderende des Gehirns noch um eine grosse Strecke. Stets befindet sich die Zirbel der Selachier noch in dem früher schon besprochenen primitiven Entwicklungsstadium d. h. sie stellt eine kamin- oder röhrenartige Ausstülpung des III. Ventrikels dar. Mit seinem Vorderende dringt der Zirbelschlauch, häufig knopfartig angeschwollen, in die Schädeldecke resp. in das fibröse Gewebe der Praefrontalstücke hinein (Ehlers). Unmittelbar hinter dem Ursprung der Zirbel beginnt das Mittelhirn und zwar zunächst mit einem System von Querfasern, das der Commissura posterior der höheren Vertebraten entspricht (Fig. 228, *MH*).

Das Mittelhirn (*MH*) ist ein ovales, durch eine dorsale Längsfurche in zwei symmetrische Hälften getheiltes Gebilde. Der im Innern befindliche Aquaeductus Sylvii besitzt je nach verschiedenen Selachierfamilien ein sehr verschiedenes Lumen.

An der Ventralseite finden sich rechts und links von der Hypophyse zwei ovale Lappen, in welche sich die Höhle des Infundibulums fortsetzt, weshalb sie wohl richtiger zum Zwischenhirn zu ziehen wären (Fig. 229, *UL*). Man nennt sie Lobi inferiores oder Lobi infundibuli. Bei Rochen sind sie kleiner und besitzen keine Höhle im Innern. Hinter den Lobi inferiores liegen noch zwei andere, bläschenartige, in frischem Zustand blutrothe Gebilde, die man mit dem Namen der Sacci vasculosi oder Processus infundibuli bezeichnet. Auch ihre Höhle steht mit dem Infundibulum in Verbindung, so dass für sie dasselbe gilt, was ich eben von den Lobi inferiores bemerkte, d. h. sie gehören eigentlich zum Zwischenhirn.

Bei Sphyrna schiebt sich, wie bei Knochenfischen, ein Theil des Hinterhirns in den Ventrikel des Mittelhirns hinein.

Das Hinterhirn gelangt bei Selachiern stets zu sehr bedeutender Entfaltung, so dass es eine der grössten Hirnregionen darstellt (Fig. 228, *HH*). Es ist nicht immer symmetrisch gestaltet (Carcharias, Sphyrna u. b. a.), gewöhnlich aber stellt es eine ovale, mit vorderem und hinterem Lappen versehene Prominenz dar, die entweder durch eine mediale Furche in zwei Hälften oder durch mehr oder weniger zahlreiche Querfurchen in viele hinter einander liegende Blätter oder Lamellen zerfällt. Mit dem Alter werden die Falten immer zahlreicher; die zuerst gebildeten (primären) Furchen werden am tiefsten (Rohon). Im Bereich des hinteren Lappens des Hinterhirns, welcher den Ventriculus IV mehr oder weniger weit überlagert, findet sich eine Quercommissur, welche früher fälschlicherweise als selbständig betrachtet und allein für das Hinterhirn angesehen wurde. Die Höhle des Hinterhirns ist nach Form und Ausdehnung bedeutenden Schwankungen unterworfen. Nach vorne communicirt sie mit dem III., nach hinten mit dem IV. Ventrikel.

Das stets mächtig entwickelte Nachhirn besteht immer aus zwei symmetrischen Hälften und ist bei Haien ein langgestreckter, cylindrischer Körper (Fig. 228, *NH*), während es bei Rochen mehr zusammengezogen und dreieckig erscheint. Auf der dorsalen Fläche befindet sich der von Pia und Plexus chorioidei bedeckte Ventriculus IV, auf dessen Boden der von den Eminentiae teretes (*E,t*) begrenzte Sulcus centralis wahrgenommen wird. Seitlich liegen die Corpora restiformia (*C,rest*) mit den an ihrer Innenfläche befindlichen perlschnurartigen Anschwellungen, welche in den Ventrikel hineinragen und den Vaguskernen entsprechen. Nach vorne davon und gleichfalls in den Ventrikel hineinragend liegen die fast stets in der Mittellinie zusammenstossenden Lobi Trigemini (*L,Trig*). Nach hinten verjüngt sich der IV. Ventrikel zum Calamus scriptorius und von hier aus findet die Communication mit dem Canalis centralis des Rückenmarks statt.

Das elektrische Centralorgan von Torpedo marmorata stellt beim Embryo zwei auf dem Bodengrau des IV. Ventrikels, unmittelbar neben dem Sulcus centralis hervorwachsende Höckerchen dar. Sie liegen also rückwärts vom Hinterhirn und stellen in ihrer weiteren Entwicklung zwei symmetrische, in ihrem vorderen Bezirk durch eine Längsspalte getrennte, weiter hinten aber zu einer Masse verwachsende Lappen dar. Nach vollendeter Entwicklung füllen sie die Rautengrube vollkommen

aus und enthalten im Innern riesige elektrische Ganglienzellen, deren Complex ein besonderes, von den Vaguskernen durchaus getrenntes, Centrum darstellt.

Am ventralen Umfang des Nachhirns liegen der Sulcus longitudinalis anterior und seitlich davon die Pedunculi cerebri, an die sich lateralwärts noch mehrere kleine höckerige Hervorragungen anschliessen.

TELEOSTIER.

Ich gehe hier gleich zum Gehirn der Teleostier über und behandle dasjenige der Ganoiden und Dipnoër aus später zu entwickelnden Gründen im Anschluss an das Gehirn der Amphibien.

Hier so gut wie bei allen übrigen Fischen füllt das Gehirn das Cavum cranii in den meisten Fällen lange nicht aus, doch wechselt die

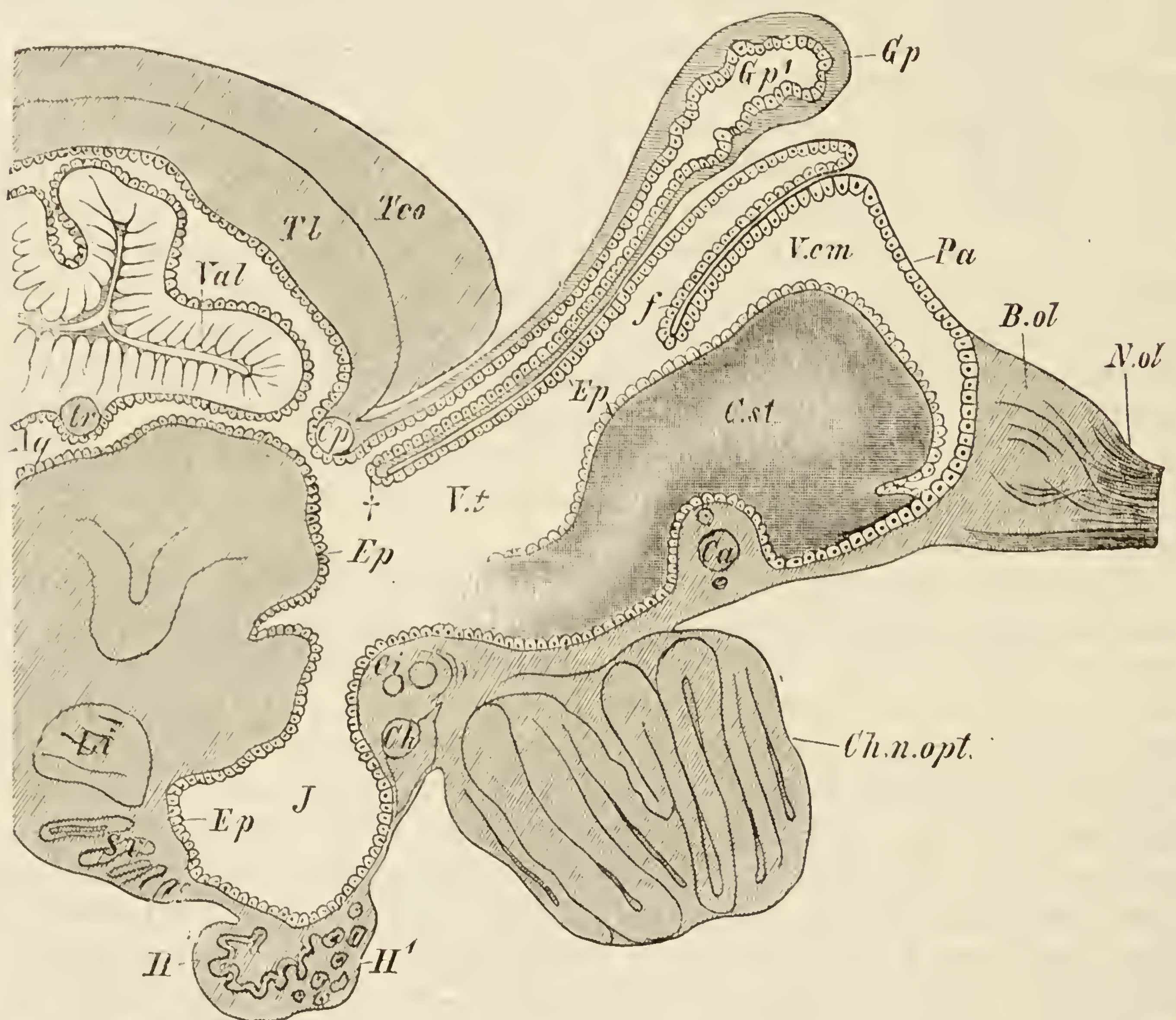


Fig. 230. Sagittalschnitt durch die vordere Hälfte des Teleostier-Gehirns mit Zugrundelegung einer Abbildung von Rabl-Rückhard über das Gehirn der Bachforelle.

Tco Tectum loborum opticorum, *Tl* Torus longitudinalis, *Cp* Commissura posterior, *Gp* Glandula pinealis mit einer Höhle Gp^1 im Innern. Bei † geht die vordere Wand des Zirbelschlauchs, welcher so gut wie die ganze Innenfläche der Hirnventrikel von dem Ependym (*Ep*, *Ep*) ausgekleidet wird, in die epitheliale Decke des secundären Vorderhirns *Pa* (Pallium) über. Letztere erzeugt bei *f* eine Falte. *V.cm* Ventriculus communis des secundären Vorderhirns, *Vt* Ventriculus tertius, *B.ol*, *N.ol* Bulbus und Nervus olfactorius, *Ca* Commissura anterior, *C.st* Corpus striatum, welches man sich seitlich von der Medianebene, in welcher sonst das ganze übrige Gehirn dargestellt ist, liegend zu denken hat, *Ch.n.opt* Chiasma nerv. opticorum, *Ci* Commissura inferior (Gudden), *Ch* Commissura horizontalis (Fritsch), *J* Infundibulum, HH^1 Hypophyse, *Sv* Saccus vasculosus, *Li* Lobi inferiores, *Aq* Aquaeductus Sylvii, *tr* N. trochlearis, *Val* Valvula cerebelli.

Ausdehnung des übrig bleibenden, von Fett und Lymphe erfüllten Raumes sehr stark nach verschiedenen Familien. In seltenen Fällen, wie z. B. bei Mormyrus, liegt das Hirn dicht unter der Schädelkapsel.

Zeigt nun das Gehirn der Selachier schon einen vielgestaltigen Charakter, so ist der unter den verschiedenen Teleostiergruppen uns entgegentretende Formenreichthum des Gehirns noch ungleich grösser, ja weitaus am grössten unter allen Wirbelthieren. Es liegt somit auf der Hand, dass hier nicht alle Einzelheiten aufgezählt werden können, sondern summarisch verfahren werden muss. Vor allem wird es darauf ankommen, die Hauptdifferenzen dem Selachiergehirn gegenüber hervorzuheben, und diese bestehen in erster Linie darin, dass das Teleostiergehirn durchweg kleinere Dimensionen besitzt.

Was das secundäre Vorderhirn betrifft, so bleibt es, wie früher schon erwähnt, auf niederer Entwicklungsstufe stehen und stellt nur eine unpaare, dünnwandige, aus einer einzigen Epithelschicht bestehende Blase dar, welche sich zeltartig über den Corpora striata ausspannt (Fig. 230, 231, *Pa*, *C.st*).



Fig. 231. Querschnitt durch das Teleostier-Gehirn. *fr* Os frontale, unter welchem der Zirbelschlauch *Gp* im Querschnitt sichtbar ist, *Pm* darunter die Pia mater, *Pa* das aus einer einfachen Epithellage gebildete Pallium, d. h. die Decke des secundären Vorderhirns oder der Hemisphären, *Vcm* Ventriculus communis, *Ep* Ependym, *TT* Tractus olfactorii basalwärts von den Corpora striata.

Durch Faltungen der an ihrer Innenfläche mit Ependymzellen belegten Pia mater in den Ventriculus communis des Vorderhirnbläschens hinein entstehen auch schon bei Teleostiern ächte Plexus choriodei.

Das Zwischenhirn und mit ihm der Hirnschlitz liegt nicht mehr frei zu Tage, sondern erscheint zwischen Vorder- und Mittelhirn in die Tiefe hinabgerückt, was zu vielen falschen Deutungen der einzelnen Hirntheile Veranlassung gegeben hat. Erst Ehlers, Rabl-Rückhard und Cattie haben hier, wie auch am Selachiergehirn darauf hingewiesen, dass stets die Zirbel als Kriterium für die scharfe Grenze des Zwischen- und Mittelhirns aller Vertebraten zu gelten hat. Hält man dieses fest, so ist es nicht schwer, die richtige Deutung zu finden (Fig. 230).

Die bei Selachiern nur ausnahmsweise vorkommende Einschiebung des Hinterhirns[1]) in den Ventrikel des in der Regel stattlich

---

1) Bei Lophius piscatorius findet sich hinter dem Calamus scriptorius der Fossa rhomboidalis eine oberflächlich liegende, die hintere Längsspalte der Medulla ausfüllende Schicht riesenhafter, schon mit unbewaffnetem Auge erkennbarer, multipolarer Ganglienzellen (gegen 200). Der ganzem Complex wurde von G. Fritsch als Lobi nervi lateralis bezeichnet.

Die aus jenen Ganglienzellen hervorgehenden Axencylinder verlaufen als auf lange Strecken hin deutlich unterscheidbare Züge in der Bahn des N. trigeminus und vagus, gehen aber nicht etwa zu elektrischen Organen, denn solche fehlen dem Lophius gänzlich, sondern zu den bei diesem Fisch ungemein reich entwickelten Hautsinnesorganen (worunter auch zur Linea lateralis), sowie zum „Angelapparat."

Gleichwohl aber ist die homologe Lage jenes nervösen Centrums mit den Lobi electrici der Zitterrochen bemerkenswerth.

entwickelten Mittelhirns ist bei den Teleostiern zur Regel geworden, so z. B. bei Perca, wo es sich knäuelartig aufwickelt und beim Herausnehmen förmlich auseinander gerollt werden kann (Valvula cerebelli, Fig. 230, *Val*). Es kommen bezüglich dieses Punktes die allerverschiedensten Variationen vor und dasselbe gilt auch für die in den Seitenpartieen der Mittelhirnhöhle liegenden basalen Ganglienmassen, die oft keulig oder hornartig vom Boden sich erheben und seitlich in die umgebende Rindenmasse ausstrahlen.

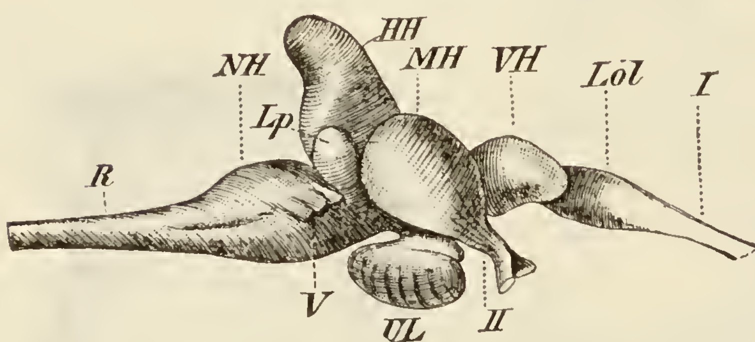


Fig. 232. Gehirn von Perca Schraetser, Seitenansicht. Nach Entfernung des Hirnmantels.

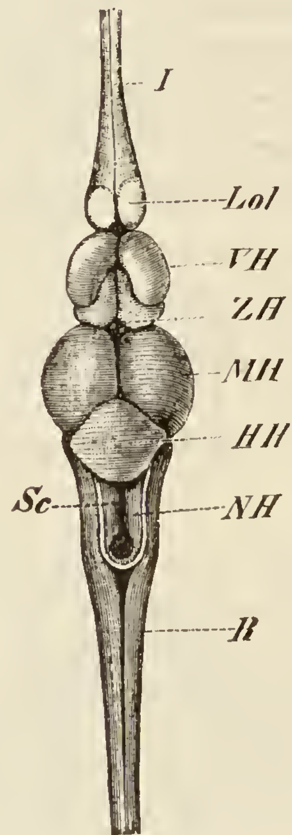


Fig. 233. Gehirn von Perca Schraetser, Dorsalansicht, nach Entfernung des Hirnmantels.

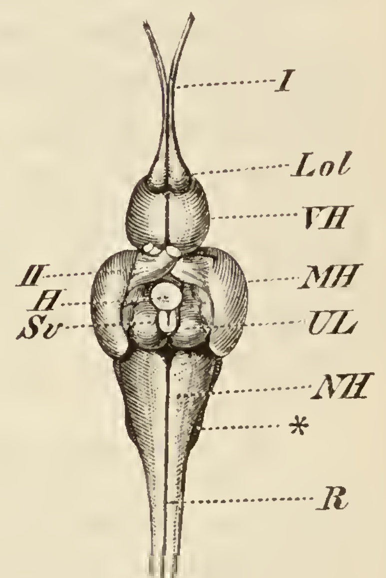


Fig. 234. Gehirn der Bachforelle. Ventralansicht.

Erklärung von Fig. 232, 233 und 234. *Lol* Lobus olfactorius, *VH* Basalganglien des Vorderhirns (Corpus striatum), *MH* Mittelhirn, *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn, *R* Rückenmark, *I* N. olfactorius, *II* N. opticus (Chiasma), *V* Trigeminus, *UL* Lobi inferiores, *Sv* Sacci vasculosi, *H* Hypophyse, *Sc* Sulcus centralis in der Tiefe der Rautengrube, *Lp* Lappige Hervorragung an der Seitenfläche des Hinterhirns von Perca Sch. (Lobi posteriores), * Lobus vagi.

Die glatten oder höckerigen Riechlappen (*Lol*) sind stets gut entwickelt und sitzen dem Gehirn entweder direct auf oder sind sie, wie bei manchen Selachiern, durch lange und schlanke Tractus von ihm getrennt (Cyprinoiden u. a.).

Die Zirbel scheint bei verschiedenen Teleostiern verschiedenen Form- und Grösseschwankungen zu unterliegen. Von den Salmoniden ist sie durch Rabl-Rückhard genauer bekannt geworden; sie stellt hier, ähnlich wie bei Selachiern, einen lang ausgezogenen, drüsenartigen Schlauch mit einer birnförmigen End-Anschwellung dar. Dieser erscheint aus dem Dach des Zwischenhirns gegen die Schädeldecke ausgestülpt und besteht aus denselben Elementen wie der Hirnmantel, d. h. aus einer einschichtigen Lage von Ependymzellen, welche von der Pia mater überzogen sind (Fig. 230, 231, *Gp*, *Gp*¹). Bei † auf der Figur 230 steht der Zirbelschlauch mit der Ventrikelhöhle des Gehirns in offener Communication; nach hinten von dieser Stelle liegt die hintere Commissur (*Cp*).

Die Lobi inferiores des Zwischenhirns spielen bei Teleostiern eine viel hervorragendere Rolle als bei Selachiern und zeigen oft eine sehr zierliche Sculptur, indem sie an ihrer Oberfläche eingekerbt, gerifft etc. sein können (Fig. 232, *UL*). Im Innern existirt ein Hohlraum, welcher mit dem Infundibulum communicirt.

Vor den Lobi inferiores liegt, wie bei Selachiern, das Infundibulum mit der Hypophyse, welch' letztere in der Grösse vielen Schwankungen unterliegt und sich sehr verschieden weit nach hinten erstrecken kann. Hinter ihr existirt häufig noch ein membranöser, gefässreicher (cavernöser) Sack, der wie bei Selachiern den Namen Saccus vasculosus führt[1]).

An der hinteren Circumferenz der Lobi inferiores zieht ein Markbändchen quer herüber; es gleicht in topographischer Beziehung, insofern es seitlich und nach oben mit den Tractus optici und dem Kleinhirn zusammenhängt, der Brücke der Säugethiere und wird Commissura ansulata genannt. Ein zweites, auch den Selachiern (vergl. Fig. 229, *Ctr*) zukommendes Markbändchen, welches vor dem Infundibulum genau im hinteren Winkel der Sehnervenkreuzung liegt, heisst Commissura transversa. Erwähnenswerth sind noch zwei seitlich vom IV. Ventrikel, etwas nach rückwärts vom Hinterhirn liegende Lappen, die man mit dem Namen der Lobi posteriores bezeichnet (Fig. 232, *Lp*).

So viel über die Configuration des Teleostiergehirns im Allgemeinen, auf besondere Abweichungen, wie sie z. B. das Gehirn des Thunfisches und Malopterurus oder das von Ecker beschriebene Gehirn des Mormyrus charakterisiren, kann hier nicht näher eingegangen werden. Erwähnen will ich nur, dass bei letzterem Fisch das Gehirn die im Verhältniss zum Schädel grösste Entwicklung erfährt, ja dass es auf den ersten Anblick lebhaft an das Gehirn mancher Säuger erinnert. Es beruht dies auf einer ganz extremen Entwicklung des Mittelhirns, das unter Bildung zahlreicher gyrus-ähnlicher Falten kapuzenartig fast über die ganze übrige Hirnmasse sich herüberstülpt. Die Vierhügel sind nach oben nicht geschlossen, sondern repräsentiren schalenartige Gebilde, die sonst nirgends beobachtet sind.

GANOIDEN und DIPNOËR.

Man kann das Gehirn der Ganoiden in zwei grosse Abtheilungen bringen. In die eine gehört das Gehirn aller Knorpelganoiden und des Polypterus, in die andere dasjenige von Lepidosteus und Amia, welch' letztere in ihrem Hirnbau von den Knochenfischen so gut wie gar nicht differiren. Sie sollen uns deshalb hier auch nicht weiter beschäftigen und die folgende Schilderung bezieht sich nur auf die erstgenannte Abtheilung.

Was das Gehirn derselben von demjenigen der Teleostier scharf unterscheidet und es viel mehr an dasjenige mancher Selachier und der Petromyzonten anknüpfen lässt, ist die langgestreckte, schlanke

---

1) Bei Salmoniden erscheint der von einem Cylinderepithel ausgekleidete Saccus vasculosus nach Art einer tubulösen, vielfach verzweigten Drüse gebildet. Der Ausführungsgang dieses offenbar sercetorischen Apparates mündet in das Infundibulum. Der Entdecker dieser Thatsache, Rabl-Rückhard schlägt daher den Namen Infundibular-Drüse dafür vor und meint, es handle sich um Abscheidung von Cerebro-spinal-Flüssigkeit in die Ventrikelhöhle hinein.

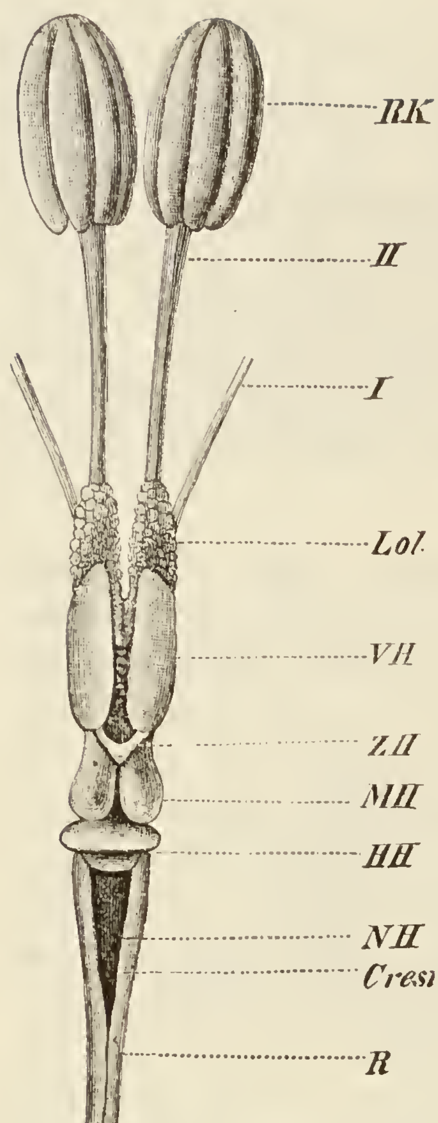


Fig. 235. Gehirn von Polypterus bichir, Dorsalansicht. Junges Exemplar.

Gestalt und die bedeutende Entwicklung des Vorderhirns, welches z. B. bei Polypterus zusammen mit den Lobi olfactorii weitaus den grössten Hirnabschnitt repräsentirt (Fig. 235, 236, *VH*, *Lol*).

Was das Ganoiden- und Dipnoërgehirn aber ausserdem noch von demjenigen der Selachier und Teleostier unterscheidet, das ist der fast vollständige Mangel der Lobi inferiores[1]) und die schwächere Entwicklung des Kleinhirns. In Folge dieser Thatsache steht das **Ganoiden- und Dipnoërgehirn** zu dem der **Urodelen** in ungleich näheren verwandtschaftlichen Beziehungen, als zu dem der übrigen Fische. Die Gehirne dieser beiden Gruppen sind unzweifelhaft nach einem Grundtypus gebaut.

Es erhalten diese verwandtschaftlichen Beziehungen, wie ich früher schon ausgeführt habe, noch eine weitere Stütze durch die Entwicklung des Kopfskelets und ich will dies nur im Vorübergehen erwähnen, im Uebrigen aber auf das Kapitel über das Skelet verweisen.

In einem zweiten Punkt nehmen die Ganoiden und Dipnoër, so wenigstens Polypterus und Protopterus, eine isolirte

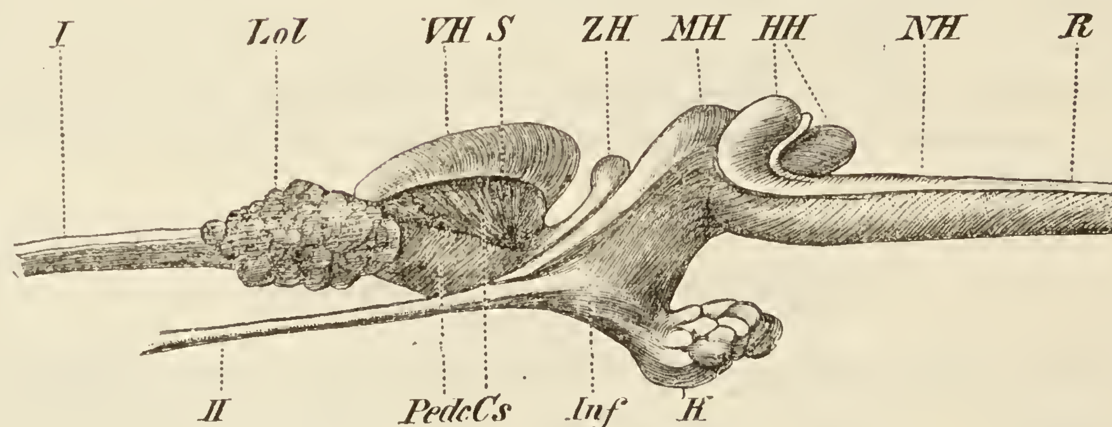


Fig. 236. Gehirn von Polypterus bichir, Seitenansicht. Altes Exemplar.

Erklärung von Fig. 235 und 236. *RK* Riechkapsel (vergl. darüber die im Kapitel über das Riechorgan figurirende genauere Abbildung), *I* N. olfactorius, *II* N. opticus, *Lol* Lobus olfactorius, *VH* Vorderhirn, bei *S* seitlich gespalten, basalwärts mit den Pedunculi cerebri (*Pedc*), welche bei *Cs* in die Hemisphäre ausstrahlen, *ZH* Zwischenhirn, basalwärts davon das Infundibulum (*Inf*) mit der Hypophyse (*H*), *MH* Mittelhirn, *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn mit den Corpora restiformia (*C rest*), *R* Rückenmark.

Stellung unter allen übrigen Vertebraten ein. Während nämlich das Mittelhirn mit dem Hinter- und Nachhirn dorsalwärts ausserordentlich weit emporgebaucht erscheint und weitaus die höchstliegende Partie des ganzen Gehirns ausmacht, liegt das Vorderhirn in einem viel tieferen Niveau (Fig. 236, 237), so dass man den Eindruck erhält, als

1) Bei den Dipnoërn scheinen sie ganz zu fehlen.

würde die embryonale Scheitelkrümmung bei diesen Thierformen später nicht mehr ausgeglichen. Das Nachhirn stellt bei Dipnoërn und Ganoiden einen sehr ansehnlichen Gehirnabschnitt vor und besitzt eine sehr weit geöffnete, zum grössten Theil von Pia- und Ependymgewebe zugedeckte Fossa rhomboidalis. Die sie begrenzenden Corpora restiformia (Fig. 237, *B*) zeigen sich bei Sturionen jederseits in zwei Lamellen, eine äussere und eine innere, gespalten und letztere ist fein gekerbt und mit kleinen Prominenzen versehen, welche den Vaguskernen der Selachier zu entsprechen scheinen.

Mit Ausnahme des Ceratodus Forsteri ist bei Dipnoërn und Polypterus hievon nichts zu erkennen (Beauregard). Die äussere Lamelle zeigt bei Sturionen vorne und lateralwärts eine ovale Anschwellung, welche einem Lobus Trigemini entspricht. Vor der Rautengrube biegen die Corpora restiformia medianwärts um und fliessen unter Bildung einer, wie eingerollt aussehenden und mit verschiedenen Prominenzen versehenen Lamelle oder auch nur zu einem Querwulst zusammen. Letztere Bildung, welche dem Hinterhirn entspricht, ragt, stark in die Länge sich dehnend, stets mehr oder weniger über die Rautengrube herüber und andrerseits schiebt sie sich bei Ganoiden wie bei Teleostiern so weit von hinten her in die Höhle des Mittelhirns hinein, dass letztere zur Hälfte davon ausgefüllt wird [1]). Basalwärts und nach vorne bleibt ein Spaltraum und dieser, der Aquaeductus Sylvii, vermittelt, wie überall, die Verbindung zwischen dem III. und IV. Ventrikel (Fig. 230, *Aq*). Bei Protopterus ist dieses Verhalten nicht zu beobachten, hier stellt das wurstartig gekrümmte Mittelhirn (Fig. 237, *MH*) einen unpaaren, d. h. einen auf niederer Entwicklungsstufe stehen bleibenden compacten Körper dar, der einen schlitzartigen, sagittal gestellten, von soliden, glatten Wandungen begrenzten Aquaeduct enthält.

Bei allen Ganoiden, sowie nach Beauregard auch bei Ceratodus, ist das Mittelhirn paarig und strahlt seitlich in den Tractus opticus aus, welcher von beiden Seiten zusammenfliessend, basalwärts eine Platte, eine Art von Chiasma, erzeugt. Bei Protopterus strahlt der Tractus opticus nicht vom Mittelhirn aus, sondern liegt weiter nach vorne am Boden des Zwischenhirns. Ein Chiasma nervorum opticorum liegt nach Fulliquet bei diesem Doppelathmer central, d. h. im Innern des Gehirns und ist dementsprechend äusserlich nicht nachweisbar. Das Zwischenhirn der Dipnoër (Fig. 237, *ZH*) ist halsartig eingeschnürt und stellt eine schlanke Brücke dar zwischen Vorderhirn und Mittelhirn. Von diesem stets durch die deutliche Commissura posterior abgesetzt, ist seine Höhle, der III. Ventrikel, dorsalwärts nur von der Arachnoidea und Pia verschlossen, resp. von der Zirbel überlagert. Dieses Organ ist entweder, wie bei Protopterus, zu einer glashellen, aus Pia, Ependym und Arachnoidea componirten, die Schädeldecke lange nicht erreichenden Kuppel zurückgebildet oder erstreckt es sich, wie bei Se-

1) Das Hinterhirn des Ceratodus ist ungleich stärker entwickelt, als das des Protopterus. Es schiebt sich nicht nur wie bei letzterem weit unter das Mittelhirn hinunter, sondern deckt auch, weit nach hinten sich dehnend, die Rautengrube zum grössten Theil zu. So ähnelt das Ceratodusgehirn — und dabei kommen auch die kleineren Hemisphären in Betracht — ungleich mehr dem Teleostiergehirn, als dasjenige des Protopterus (Fulliquet).

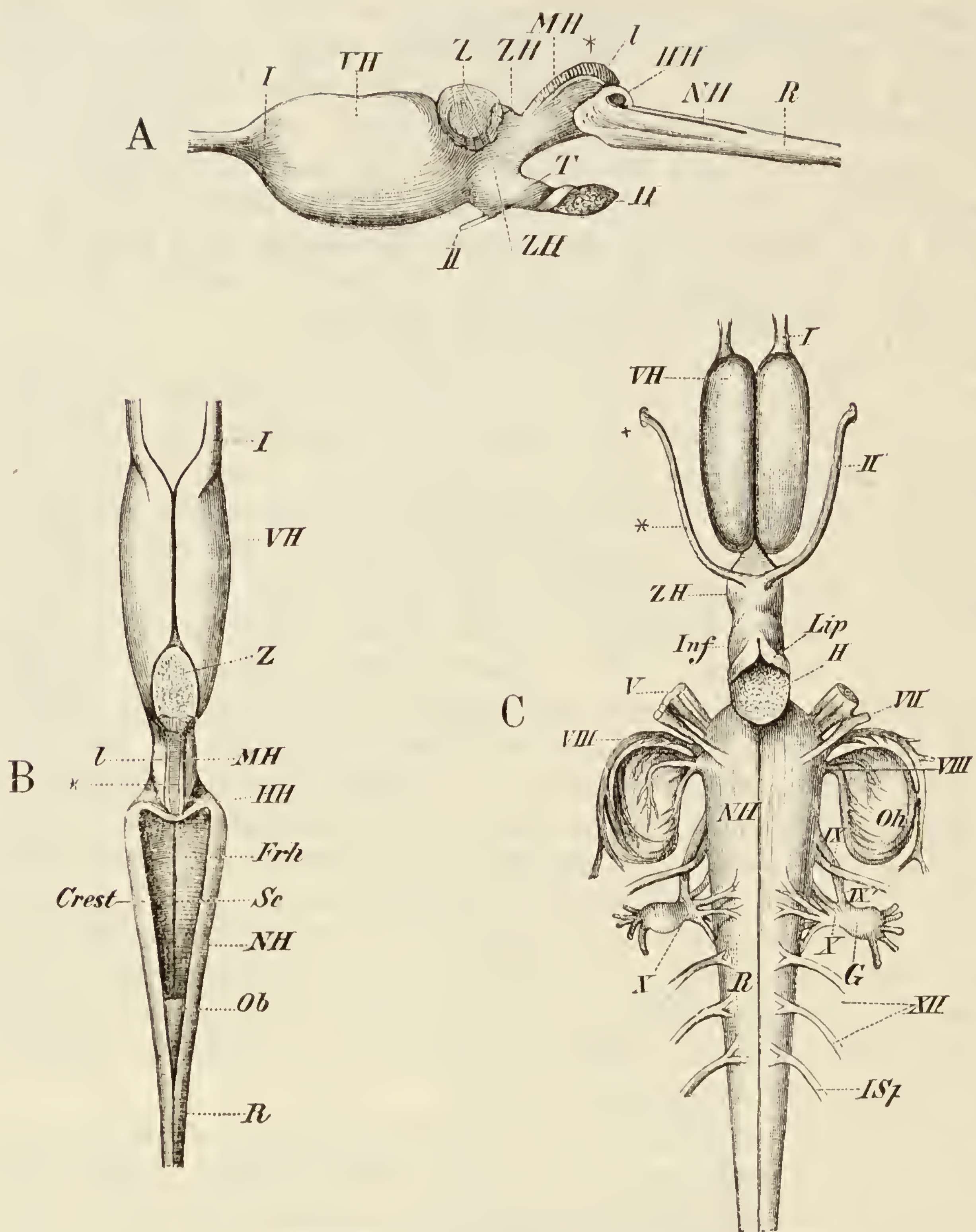


Fig. 237. Gehirn von Protopterus. A seitliche, B dorsale, C ventrale Ansicht. *VH* Vorderhirn, *ZH* Zwischenhirn, mit der Zirbeldrüse *(Z)*, dem Tuber cinereum (*T*) und dem Infundibulum (*Inf*), welches die Hypophyse (*H*) mit lippigem Saum (*Lip*) umgreift, *MH* Mittelhirn, dorsalwärts mit besonderer Sculptur (*l*, *), *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn mit der von den Corpora restiformia (*Crest*) eingefassten Rautengrube (*Frh*), in deren Grund der Sulcus centralis *(Sc)* erscheint und welche als Calamus scriptorius nach hinten von dem Obex (*Ob*) abgeschlossen wird. *R* Rückenmark. *Oh* Ohrkapsel. *I* N. olfactorius, *II* Opticus. * sein intracranieller Verlauf, + seine Durchtrittsstelle durch die Schädelwand. *V* Trigeminus mit dem Facialis (*VII*) verbunden, *VIII* die beiden Acustici, *IX* die eine Wurzel des Glossopharyngeus, *IX'* die andere, welche sich mit dem Ganglion (*G*) N. vagi (*N*) verbindet, *XII* Hypoglossus, *ISp* erster Spinalnerv. — Fig. A und B stammen von einem jungen, C von einem alten Exemplar.

lachiern, in die knorpelige Schädeldecke hinein (Acipenser[1]), Ceratodus).

Bei Sturionen nicht sonderlich ausgebildet, erreicht das Infundibulum bei Polypterus und Protopterus eine ausserordentliche Entwicklung, krümmt sich zapfenartig weit nach hinten (Fig. 236, 237, *Inf*) und trägt die hier stets sehr grosse Hypophyse (*H*), welche in zwei hintereinander liegende Abschnitte zerfallen kann.

1) Bei Acipenser sturio senkt sich der lange solide Zirbelfaden genau an der Stelle in die Schädeldecke ein, wo die beiden Stirnbeine mit dem unpaaren Knochen, den man als Ethmoid bezeichnet, zusammenstossen (Cattie).

Am Vorderhirn der Ganoiden unterscheidet man jederseits zwei Theile, welche bei Sturionen nur durch einen sehr grossen, an der lateralen Seite des Vorderhirns gelegenen Spaltraum von einander getrennt sind (Fig. 237, *S*). Der dorsal davon liegende Abschnitt (*VH*) entspricht dem eigentlichen Mantel des Vorderhirns, der untere dagegen, welcher durch die fächerartig ausstrahlenden Pedunculi cerebri (*Pedc*) repräsentirt wird, stellt nichts Anderes dar, als ein vom Hirnmantel nur oben und medianwärts umhülltes, lateralwärts aber frei liegendes Corpus striatum (Wiedersheim). Nach vorne davon liegen die Lobi olfactorii (*Lol*). Während diese bei Sturionen nicht sehr hervortreten und bei Protopterus äusserlich nicht erkennbar, innerlich aber im Bereich der dorsalen Fläche des vorderen Hemisphärenendes wohl entwickelt sind (Fulliquet), erreichen sie bei Polypterus, entsprechend den aus ihnen entspringenden, monströsen Riechnerven (*I*) eine ausserordentliche Grösse und sind maulbeerartig gelappt (Fig. 236, *Lol*). Auch bei Ceratodus sind sie deutlich entwickelt (Huxley) und mit Höhlungen versehen, welche mit den Seitenventrikeln communiciren und sich fast bis zu den Riechblasen erstrecken (Beauregard).

Beide Hälften des Vorderhirns hängen bei Ganoiden basalwärts, bei Ceratodus dorsalwärts durch eine Nervencommissur mit einander zusammen, bei Protopterus dagegen schneidet die Sagittalspalte ganz durch und nur ganz hinten, unmittelbar vor dem Zwischenhirn hängen sie durch eine schmale Commissur (C. anterior) zusammen. Das Vorderhirn (Fig. 237, *VH*) erreicht bei Protopterus namentlich in der Sagittalen, bei Ceratodus auch in der Transversalen eine so starke Entwicklung, wie sie sich bei keinem Fisch mehr findet.

Amphibien.

Wie bei den meisten Fischen, so liegen auch hier alle Hirntheile so ziemlich in einer Horizontalebene. Stets bildet das Vorderhirn die Hauptmasse, während die andern Theile, wenn auch immerhin sehr stattlich entwickelt, mehr subordinirt erscheinen.

Das Gehirn sämmtlicher Amphibien ist principiell gleichgebaut, doch herrschen immerhin gewisse Unterschiede bezüglich der Form- und Grössenverhältnisse der einzelnen Theile. Im Allgemeinen ist das Urodelengehirn fisch- d. h. ganoidenähnlicher gebaut, als das der Anuren. Alle Theile sind schlanker, mehr auseinander gerückt, und namentlich die zwischen Hinterhirn und Vorderhirn gelegenen Partieen, also das Zwischen- und Mittelhirn sind, wie bei Dipnoërn halsartig eingeschnürt und bilden so nur eine schmale Commissur oder Brücke zwischen den erstgenannten Hirnregionen (Fig. 238, *A*, *B*). Bei Ichthyoden und vor allem bei Siren lacertina ist dies am deutlichsten ausgeprägt, während bei den Salamandrinen jene Theile schon gedrungener erscheinen, ein Verhalten, welches sich bei Anuren so weit entwickelt hat, dass z. B. bei Rana esculenta die beiden Lappen des Mittelhirns alle übrigen Hirntheile an Breitenausdehnung übertreffen (Fig. 239). Zugleich liegen sie hier mit ihrer Längsaxe etwas schief von vorne und aussen nach hinten und einwärts.

Bei den Aglossa, z. B. bei Pipa dorsigera, ist das Mittelhirn lange nicht so breit entwickelt, wie bei Rana und beide Hälften stossen hier mit vollständig glatten Wänden in der Mittellinie enge aneinander.

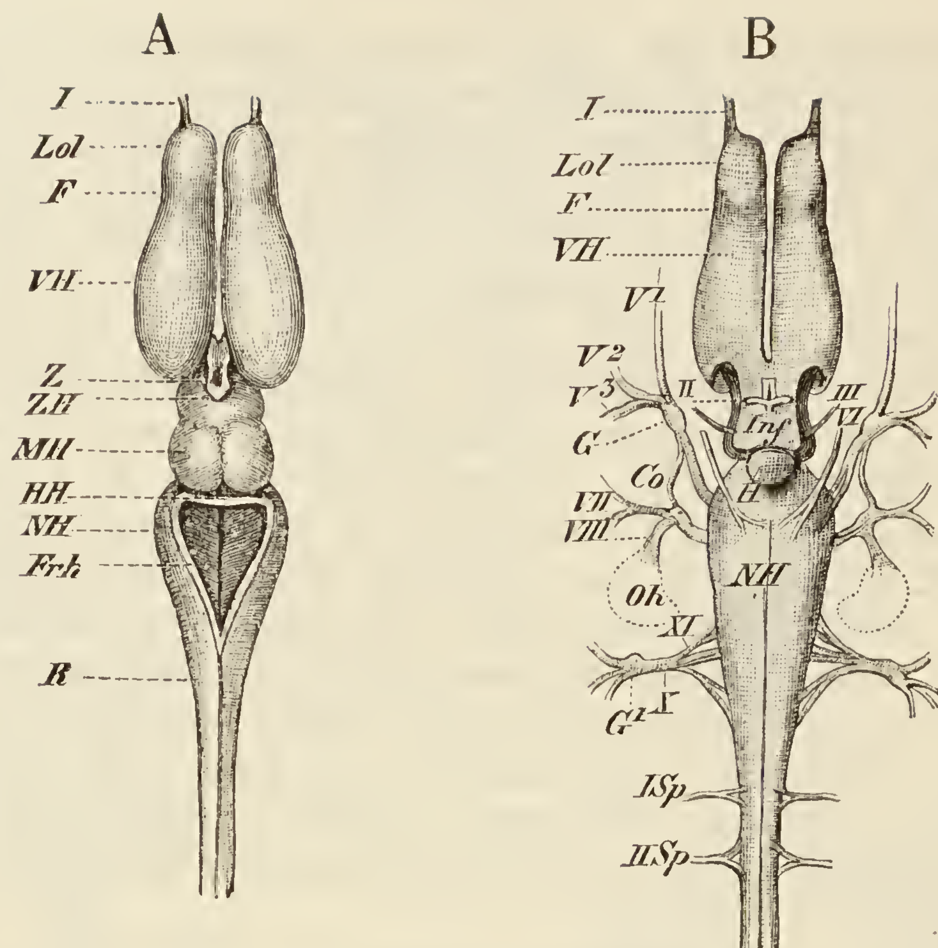


Fig. 238. A dorsala, B ventrale Ansicht des Gehirns von Salamandra maculata. *VH* Vorderhirn mit dem durch eine Furche (*F*) von ihm abgesetzten Lobus olfactorius (*Lol*), *ZH* Zwischenhirn mit der Zirbel (*Z*) und einwucherndem Plexus chorioideus, dem Infundibulum (*Inf*) und der Hypophyse (*H*), *MH* Mittelhirn, *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn mit der Fossa rhomboidalis (*Frh*), *R* Rückenmark, *I* Olfactorius, *II* Opticus mit seinem Chiasma, *III* Oculomotorius, V^1, V^2, V^3 Ramus primus, secundus und tertius Trigemini, welche aus dem Gasser'schen Ganglion (*G*) entspringen, *Co* Verbindungsfaden zwischen Trigeminus- und Facialis-Wurzel, *VI* Abducens, *VII* und *VIII* Facialis und Acusticus aus einer gemeinsamen Wurzel entspringend, *Oh* Ohrblasse, *IX*, *X* Glossopharyngeus-Vagus-Gruppe, G^1 Vagusganglion, *ISp*, *IISp* erster und zweiter Spinalnerv (Hypoglossus).

Die Fossa rhomboidalis im Nachhirn stellt gewöhnlich eine dreieckige, von zarten Lippen umsäumte Grube dar, welche nach Entfernung der Hirnhäute bei Ichthyoden noch sehr weit klafft, während sie bei andern, wie z. B. bei manchen Tritonen, je nachdem sich das Mittelhirn mehr oder weniger weit nach hinten ausbaucht, von letzterem theilweise bedeckt wird.

Bei Anuren kann sogar der Verschluss durch ein, hie und da vorkommendes, übermässiges Wachsthum des Hinterhirns ein vollständiger werden, doch ist dies nur als individuelle Eigenthümlichkeit und nicht als Art-Charakter zu betrachten. Auffallend schmal ist das Hinterhirn bei Pipa dorsigera und der IV. Ventrikel zeigt sich nur sehr wenig geöffnet. So wenigstens bei Thieren, die eben im Begriffe stehen, die Bruttaschen zu verlassen (Wiedersheim).

Von den bei Fischen vorkommenden Vagus- und Trigeminuslappen zeigen die Amphibien keine oder doch nur sehr undeutliche Spuren und dasselbe gilt auch für die Lobi inferiores. Das Hinterhirn ist, worauf ich schon oben hingewiesen habe, noch reducirter als bei Ganoiden, indem es nur eine schmale, den Vorderumfang der Rautengrube begrenzende Marklamelle darstellt, die bei Anuren und vielen Urodelen entweder ganz frei liegt oder von dem Mittelhirn mehr oder weniger überlagert wird (Fig. 239, *HH*).

Das Mittelhirn, über dessen äussere Form ich oben schon gehandelt habe, ist stets paarig und der Aquaeductus Sylvii macht

dementsprechend bei Rana zwei seitliche Aussackungen, bei Salamandra dagegen bildet er einen unpaaren, blasigen Hohlraum und bei Ichthyoden (Siren lacertina) nur eine enge, sagittale Spalte. Bei Anuren ist das Mittelhirn viel deutlicher vom Zwischenhirn abgesetzt als bei Urodelen.

Eine Commissura posterior zwischen beiden ist stets nachzuweisen. Der Zwischenhirnventrikel ist dorsalwärts lange nicht so weit geöffnet, wie bei vielen Fischen, dagegen existirt stets ein Spaltraum, welcher von Adergeflechten und der Zirbel überdeckt wird (Fig. 239, *Ad*, *Gp*). Letztere besteht, wie bei Haien, aus einem mit dem Zwischenhirn in offener Verbindung stehenden Schlauch, der aber hier nicht innerhalb der Schädeldecken Halt macht, sondern dieselben durchbohrt, um sich mit bläschenartiger Anschwellung in die Kopfhaut und zwar unmittelbar unter der Epidermis einzubetten („Stirnfleck", Stieda). Bei erwachsenen Thieren degenerirt der Schlauch bindegewebig und verliert sein Lumen, ist aber zeitlebens nachzuweisen.

Das eben Mitgetheilte gilt für Anuren, aber auch bei Urodelen, wo die Zirbel ein kleines ovales Säckchen darstellt, bleibt das oberste Ende der Zirbel bei der Herausnahme des Gehirns immer an der Unterfläche der Kopfknochen hängen und ist dann dort als kleiner, weisser Fleck sichtbar.

Ein Tuber cinereum mit Infundibulum und Hypophyse ist immer gut entwickelt. Letztere liegt bei Urodelen ungestielt in der gabelig ausgeschnittenen, hinteren Circumferenz des Trichters (Fig. 238, *H*).

Das Zwischenhirn ist stets schmäler, als die Vierhügel, liegt aber bei Anuren, wo die einzelnen Gehirntheile, wie oben bemerkt, mehr zusammengeschoben sind, lange nicht so frei zu Tage, wie bei Urodelen. Das Vorderhirn stellt jederseits entweder einen gleichmässig cylindrischen, vorn und hinten abgerundeten Körper dar, oder ist das Hinterende mehr oder weniger aufgetrieben, wie bei den meisten Urodelen und auch bei Rana. Mehr in die Breite entwickelt, ja fast kugelig werdend, treffen wir die Hemisphären bei Pipa dorsigera und auch bei unsern einheimischen Kröten sind sie rundlicher, kürzer und compacter als bei Rana. Riechlappen, wenn auch hie und da nicht scharf von den Hemisphären abgegrenzt, finden sich bei Anuren und Urodelen in weitester Verbreitung. Die Seitenventrikel, welche mit jenen zusammenhängen können oder nicht, besitzen entweder ganz glatte Wände (Ichthyoden), oder sind dieselben von der Aussenseite eingebaucht, so dass man in diesem Falle von einem Corpus striatum sprechen darf. Bei Urodelen sind die beiden Hemisphären, wie bei Protopterus, ihrer ganzen Länge nach medianwärts getrennt und nur durch die schmale Com-

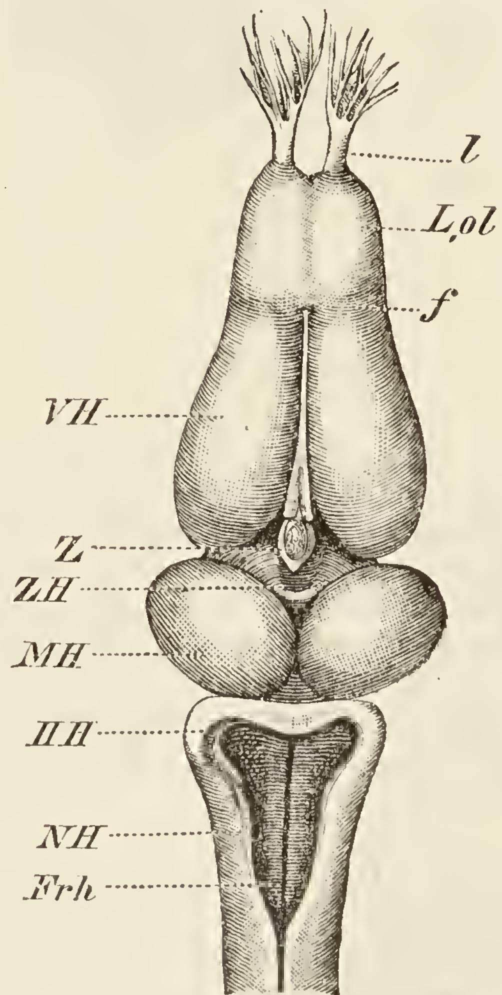


Fig 239. Gehirn von Rana esculenta, von der Dorsalseite. *VH* Vorderhirn, durch eine Furche (*f*) von den Lobi olfactorii (*L,ol*) abgesetzt, *I* Riechnerv, *ZH* Zwischenhirn mit der Zirbel *Z*, *MH* Mittelhirn, *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn, *Frh* Fossa rhomboidalis.

missura anterior[1]) vor dem Monroi'schen Loch verbunden, bei Anuren dagegen fliessen die Lobi olfactorii mit einander zusammen, während nach hinten eine Trennung existirt (vergl. Fig. 238 und 239).

Grosse, namentlich die Hemisphären betreffende Veränderungen scheinen die einzelnen Gehirntheile der Amphibien nach Form und Grösse während der Zeit der Metamorphose durchzumachen. So gewinnt das Gehirn des Amblystoma Weismanni einen ganz andern, vom Axolotl so verschiedenen Habitus, dass Niemand, der mit der Sache nicht vertraut ist, die beiden Gehirne als ein und derselben Species angehörig betrachten würde (Wiedersheim).

Die einzelnen Hirntheile der Urodelen, so vor allem das Vorderhirn und Mittelhirn, schwanken nach Form und Grösse selbst bei den allernächsten Arten, wie z. B. bei Salamandra atra und maculata, also bei zwei Thieren, wo in andern Organsystemen, z. B. im Skelet, so gut wie gar keine Abweichungen existiren. Aehnliches beobachten wir auch an den einheimischen Tritonen.

Das Gehirn der Gymnophionen zeigt eine ungleich höhere Entwicklung als das aller übrigen Amphibien. Die Hemisphären (Fig. 240, *VH*) sind so gewaltig entwickelt, dass alle übrigen Hirnregionen ihnen gegenüber vollkommen in den Hintergrund treten und sich, alle zusammengenommen, zu jenen etwa verhalten, wie 1 zu 4. Nach vorn sich verjüngend und von den mächtigen Lobi olfactorii durch eine Furche (*F*) abgesetzt, nehmen die Hemisphären nach hinten bedeutend an Volumen zu und namentlich an Höhe. In ihr Lumen springt ein stark entwickeltes Corpus striatum ein.

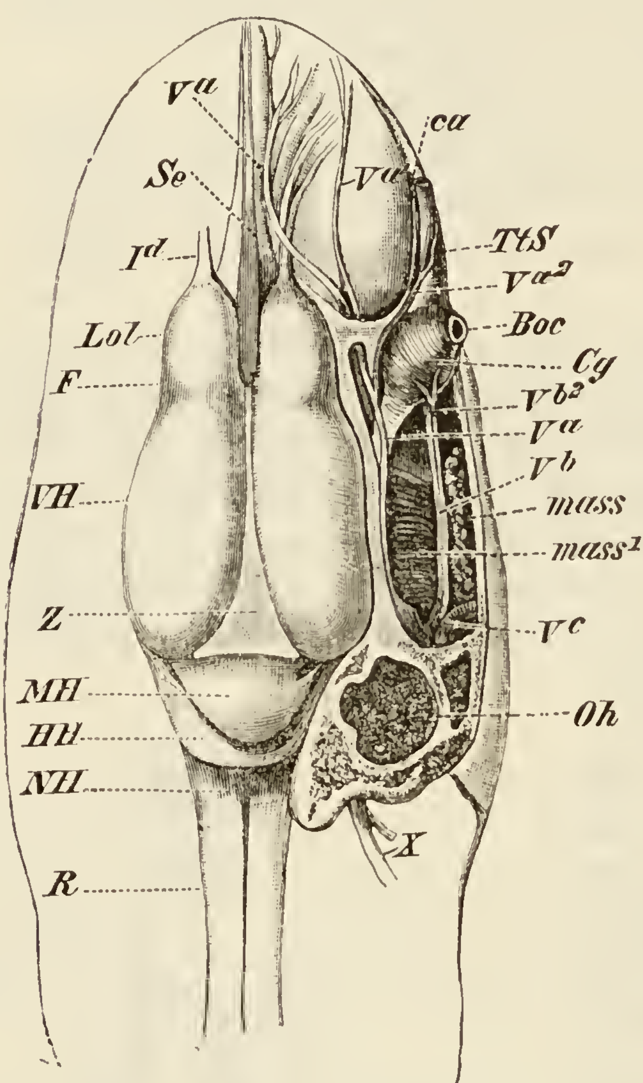


Fig. 240. Gehirn von Epicrium glutinosum in situ, dorsale Ansicht. *VH* Vorderhirn, durch eine Furche (*F*) von den Riechlappen (*Lol*) abgesetzt, *Z* Zirbel, *MH* Mittelhirn, *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn, *R* Rückenmark, *Se* Septum nasale, *Id* dorsales Riechnervenpaar, *Va*, *Vb*, *Vc*, erster, zweiter und dritter Ast des Trigeminus, Va^1 und Va^2 Seitenäste des ersten Astes, wovon sich der eine zur Riechschleimhaut, der andere zur Scheide (*TtS*) des Tentakels begiebt. Der die Tentakeldrüse umwickelnde Constrictor (*Cg*) wird von einem Seitenaste des zweiten Trigeminus versorgt. *X* Vagus, *ca* Ausführungskanäle der Nasendrüse, welche sich in die Tentakelscheide einsenken. *Boc* Bulbus oculi, *mass* $mass^1$ die zwei Portionen des Masseter, *Oh* Ohrkapsel.

---

1) Die obere Fasermasse in dieser Commissur soll nach H. Osborn bei Amphibien wie bei Reptilien einem wirklichen Corpus callosum entsprechen. Es enthält die Fasern von der dorso-medialen Fläche der Hemisphären. Das untere, einer eigentlichen Commissura anterior entsprechende Faserbündel verbindet den ventrolateralen Bezirk der Hemisphären. Ausserdem aber kann man daran noch eine in Beziehung zum Riechlappen stehende Pars olfactoria und eine Pars temporalis unterscheiden. Wie es scheint, kann man schon bei Fischen jene beiden Portionen der Commissura anterior erkennen.

Nach hinten überlagern die Hemisphären nicht allein das ganze Zwischenhirn, sondern auch noch einen Theil des Mittelhirns. Dieses wiederum deckt nach rückwärts theilweise das hufeisenförmige Kleinhirn, welches nach hinten umgekippt erscheint und so den Eingang in die Rautengrube vollkommen abschliesst. Der Trichter ist schlank und enorm lang ausgezogen, so dass die an ihrem langen Stiel hängende Hypophyse mit ihrem Hinterende noch hinter das Nachhirn zu liegen kommt (Wiedersheim). Diese in aller Kürze gegebene Darstellung bezieht sich auf das Gehirn von Epicrium glutinosum. Auf die bei den übrigen Gymnophionengattungen sich kundgebenden, wie es scheint, nur geringen Differenzen kann hier nicht näher eingegangen werden.

Der triassische Labyrinthodon Rütimeyeri besass, soweit der Ausguss seiner Schädelhöhle („Steinkern") dies beurtheilen lässt, ein sehr niedrig organisirtes Gehirn mit enorm ausgedehnter Medulla oblongata. Er kommt hierin am nächsten den Cyclostomen, Ganoiden und den Ichthyoden (Wiedersheim).

Reptilien.

Das Gehirn erhebt sich hier auf eine entschieden höhere Stufe als bei den Amphibien, doch herrschen bei den verschiedenen Gruppen sehr bedeutende Unterschiede. Allgemeine Charaktere sind folgende. Die stets glatten Hemisphären bilden in der Regel den mächtigsten Hirnabschnitt und beide sind nur durch die kleine, vor dem dritten Ventrikel liegende Commissura anterior (vergl. die Note auf pag. 302) verbunden. Die häufig vorkommenden Riechlappen sitzen dem Vorderende der Hemisphären entweder direct auf, oder liegen sie am Ende der mehr oder weniger lang ausgezogenen Tractus olfactorii. Ein Corpus striatum ist immer gut entwickelt. Das Mittelhirn zerfällt in der Regel in zwei Lappen, doch imponiren die hinter diesen entspringenden Tractus optici hie und da (z. B. bei Anguis) als ein zweites Paar von Vierhügeln[1]). In den meisten Fällen werden letztere durch das vordere Paar mehr oder weniger weit überlagert (Wiedersheim).

Die Thalami optici des Zwischenhirns sind stets deutlich entwickelt und letzteres wird nach vorne und hinten durch eine Quercommissur vom Vorder- und Mittelhirn getrennt. Auch eine, zwischen beiden Thalami optici ausgespannte mittlere Commissur kann vorhanden sein. Die Zirbel zeigt sich insofern sehr stark modificirt, als ihre Wände histologisch umgewandelt und gewissermaassen in regressiver Metamorphose begriffen sind. Gewöhnlich hat man es, wie bei Dipnoërn und Amphibien, mit einem aus Pia und Arachnoidea bestehenden, mit Plexus chorioidei erfüllten Sack zu schaffen, der dem oberen Eingange des III. Ventrikels aufsitzt. Das obere Zirbelende ist nach vorne gerichtet, zapfen- oder keulenförmig aufgetrieben und kann mit der Dura mater verbunden sein (siehe später). Von der dorsalen Seite ist das Zwischenhirn nie sichtbar, sondern erscheint in die Tiefe gerückt, so dass Vorder- und Mittelhirn über ihm zusammenfliessen. Das Hinterhirn ist entweder, wie bei den meisten Amphibien, nur durch eine kleine Marklamelle repräsentirt, doch kann es sich auch stärker

1) Bei Iguana kommt es gar zur Entwickelung von drei Paaren.
Nur das vorderste Paar („Lobi optici" autor.) entsteht direct aus dem Mittelhirn, das zweite (eventuell auch das dritte) Paar legt sich erst secundär als compacte Ganglienmasse an.

entwickeln. Die Rautengrube, welche sich dorsal meist nur in Form einer kleinen Längsspalte öffnet, wird von ihm in ihrer grössten Ausdehnung überlagert. Die einzelnen Hirntheile liegen nie mehr, wie bei Fischen und den meisten Amphibien, vollkommen in einer Horizontalen, sondern zeigen, wenn auch zum Theil nur in den ersten Anfängen, die Tendenz, sich über einander zu schieben.

Gehen wir nun zur Betrachtung des Gehirns der einzelnen Reptiliengruppen über und beginnen mit demjenigen von Anguis fragilis. Die einzelnen Theile, welche mit dem Gehirn mancher Urodelen grosse Uebereinstimmung zeigen, sind wie dort weit auseinandergerückt und, abgesehen von einer ventralen Krümmung in der Gegend des Nachhirns (Brückenbeuge), fast ganz horizontal gelagert. Das Hinterhirn (Fig. 241, *HH*) ist nur durch ein kleines, querstehendes Markplättchen vertreten, an dem man eine mittlere verdickte, nach hinten convexe Partie und zwei in die Corpora restiformia übergehende Seitenschenkel unterscheiden kann, Verhältnisse, die uns im Hinterhirn der meisten Reptilien wieder begegnen werden und sich auch auf Vögel und Säuger weiter vererben. Die Hemisphären des Vorderhirns (Fig. 241, *VH*), welche sehr schlank und von beiden Seiten comprimirt erscheinen, sind viel höher als breit und verjüngen sich nach vorne zu ziemlich rasch in die Tractus olfactorii. Letztere sind sehr lang und an ihren Enden keulenförmig zu den Lobi olfactorii aufgetrieben. Die Höhle des theils vom Vorder-, theils vom Mittelhirn

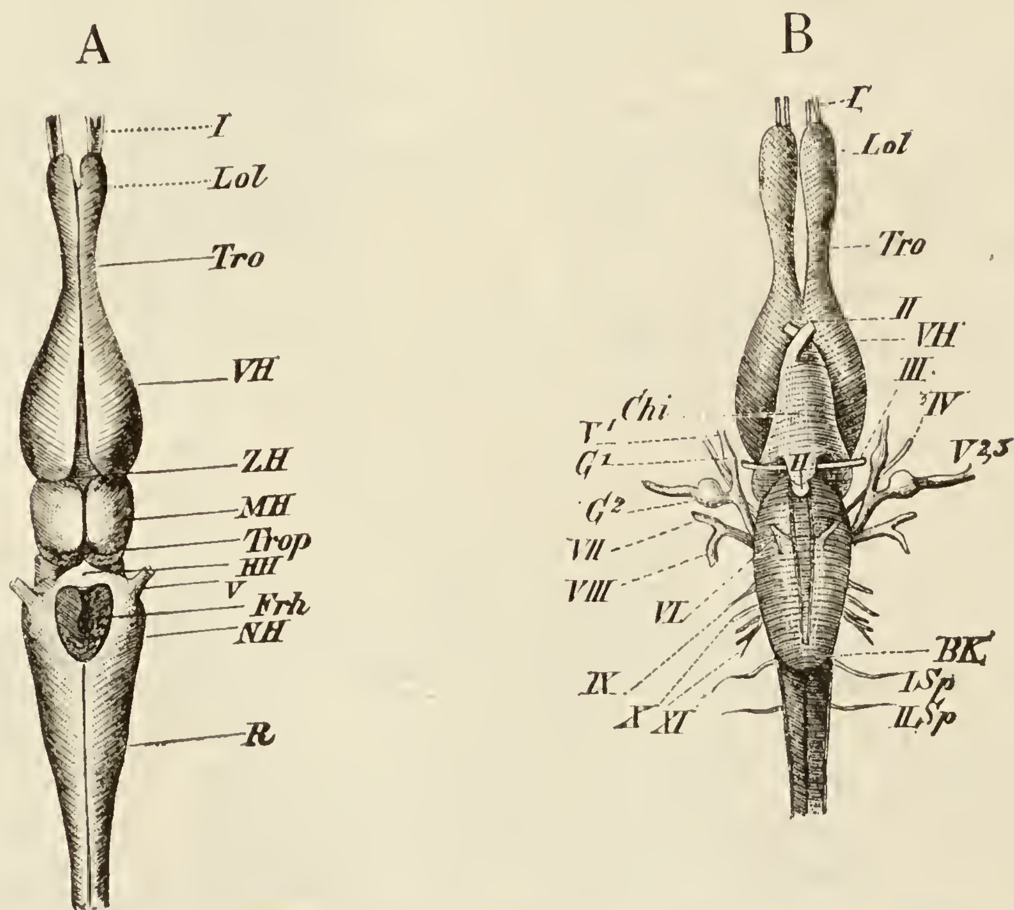


Fig. 241. Gehirn von Anguis fragilis, A dorsale, B ventrale Ansicht. *VH* Vorderhirn, nach vorne in die Tractus olfactorii (*Tro*) und die Lobi olfactorii (*Lol*) sich verjüngend. *ZH* Zwischenhirn mit Hypophyse (*H*), *MH* Mittelhirn, hinten von der Wurzel der Tractus n. optici (hinteres Vierhügelpaar) *Trop* umklammert, *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn mit Fossa rhomboidalis (*Frh*), *R* Rückenmark, *I* Olfactorius, *II* Opticus mit Chiasma (*Chi*), *III* Oculomotorius, *IV* Trochlearis V^1 erster Ast des Trigeminus mit seinem eigenen Ganglion (G^1), $V^{2,3}$ zweiter und dritter Ast des Trigeminus, aus einer gemeinsamen Wurzel resp. Ganglion (G^2) entspringend. *VI* Abducens, *VII VIII* Facialis und Acusticus, aus einem gemeinschaftlichen Stamme entstehend. *IX X XI* Glossopharyngeus, Vagus und Accessorius Will. *ISp IISp* erster und zweiter Spinalnerv, *BK* Brückenkrümmung.

überlagerten Zwischenhirns setzt sich nach abwärts in den Trichter fort und diesem sitzt, wie überall, eine kleine Hypophyse auf.

Das vordere Paar der Mittelhirnlappen, oder, wie wir mit einem der menschlichen Anatomie entlehnten Ausdrucke sagen könnten, das vordere Vierhügelpaar übertrifft das hintere sehr bedeutend an Umfang. Letzteres schaut am hinteren Umfang desselben etwas hervor (Fig. 241 *Trop*) und stösst nach hinten direct ans Hinterhirn. Die Tractus optici, wie bei allen Reptilien an der Seite des Mittelhirns herunter strahlend, fliessen, an der Hirnbasis angelangt, zu einer breiten, dreieckigen Platte zusammen, welche das Chiasma (*Chi*) darstellt. Nach hinten davon sieht man das Infundibulum mit der Hypophyse (*H*). Die Seitenventrikel sind durch Verdickung der Hirnrinde einerseits, sowie durch stärkere Entwickelung der Basalganglien (Corpus striatum) andrerseits auf enge Spalträume reducirt.

Lacerta schliesst sich im Allgemeinen enge an Anguis an, doch sind die einzelnen Theile nicht so weit auseinandergezogen, sondern in Folge der kurzen Schädelhöhle mehr zusammengeschoben und es ist demzufolge eine starke Brückenbeuge vorhanden. In dem Hirnstock, welcher sich von der Medulla an nach vorne zu terrassenartig aufbaut, nimmt das Vorderhirn, welches mehr in die Breite entwickelt ist, als bei Anguis, die höchste Kuppe ein; am tiefsten liegt, abgesehen von der Hypophyse, das stark ventralwärts vorspringende Nachhirn.

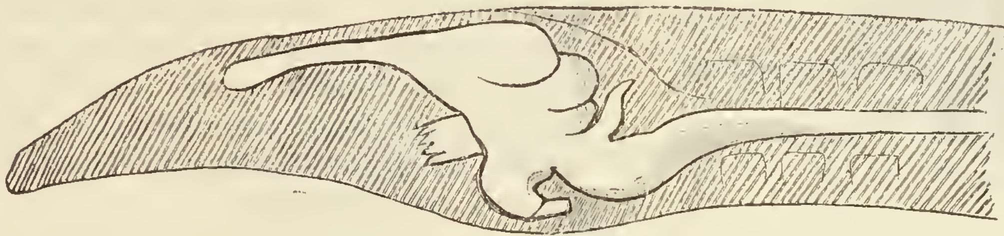
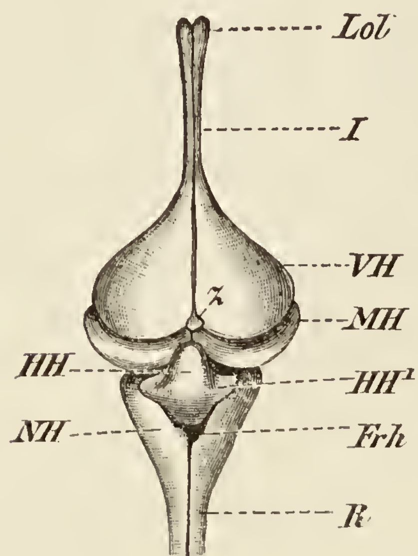


Fig. 242. Hirn von Lacerta agilis in situ, Medianschnitt durch den Schädel.

Das in die Hirnhäute eingebettete, sogenannte Leydig'sche Organ, welches über dem Zwischenhirn von Lacertiliern und Blindschleichen schon in frühen Embryonal-Stadien als schwarzer Punkt sichtbar ist, und das genau der Stelle entspricht, wo sich im späteren Scheitelbein das kreisrunde Loch (Foramen parietale) befindet, ist als ein abgeschnürtes Stück der Epiphyse (Zirbel) zu betrachten. Das Organ ist plattgedrückt, und nach oben zu linsenförmig verdickt, während die übrige Blasenwand in mehrere, concentrische Zellschichten differenzirt erscheint. Die innerste besteht aus langen, schmalen Cylinderzellen, deren peripheres Ende von einer schwarzen Pigmentschicht verhüllt wird. Die dem Blasenlumen zuschauenden Zell-Enden sind hell und tragen Gebilde, die durch ihre glänzende Beschaffenheit an die Stäbchenschicht der Retina erinnern. Die die linsenförmige Verdickung bildenden langen, schmalen Cylinderzellen erinnern cn die embryonale Linse des Auges. So kann man sich des Gedankens nicht entschlagen, dass es sich um ein rudimentäres Sinnesorgan handelt (C. K. Hoffmann, H. de Graaf).

Der Ursprung der Tractus optici, d. h. das hintere Vierhügelpaar, wird vom vorderen ganz bedeckt und dies gilt auch für die Geckotiden und die Agamen. Bei beiden ist das Hirn noch viel mehr in die Breite entwickelt, was namentlich für die Hemisphären des Vorderhirns seine Geltung hat. Sie bilden einen nach vorne sehr rasch sich zuspitzenden und steil abfallenden Kegel (Fig. 243 *VH*). Bei den Agamen schiebt

sich das Vorderhirn so weit über das ebenfalls sehr in die Breite entwickelte, von vorn nach hinten sehr schmale, vordere Vierhügelpaar herüber, dass es, letzteres zum grössten Theile bedeckend, beinahe mit dem Hinterhirn in Berührung kommt. Bei den Ascalaboten schon ungleich stärker entwickelt, als bei Anguis und Lacerta, ist das Hinterhirn bei den Agamen und bei Phrynosoma zu einem starken, kreuzförmigen Lappen ausgewachsen, welcher in seiner Mittelpartie nach hinten wurstartig ausspringt und mit seiner vorderen, concaven Fläche das Mittelhirn wie mit einer Hohlhand umfasst (Fig. 243 *HH* *HH*[1]).



Das Agamen- und Phrynosoma-Gehirn zeigt neben der gedrungeneren Form aller Regionen auch die stärkste Hirnbeuge unter allen Reptil-Gehirnen und namentlich ist es die Brückenkrümmung (Fig. 243, *NH*), welche ausserordentlich entwickelt ist. Die Rautengrube (Fig. 243, *Frh*) erscheint durch das stattliche Kleinhirn fast ganz abgeschlossen.

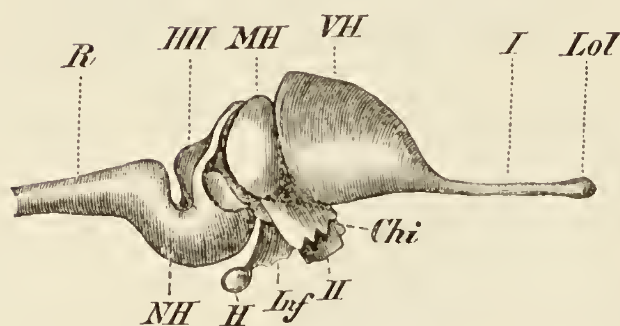
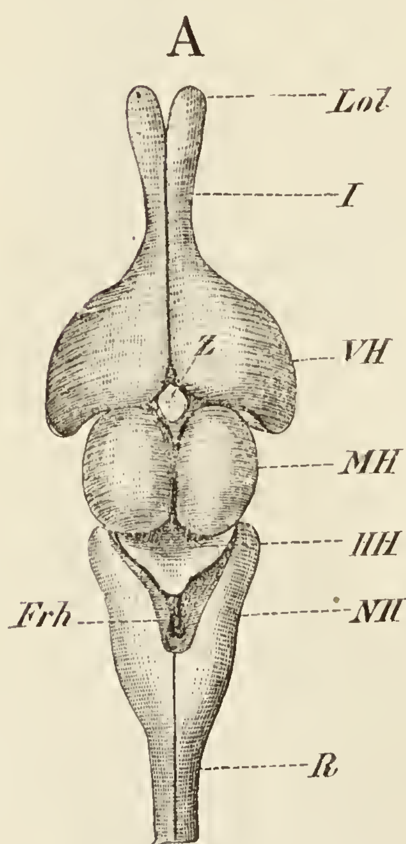


Fig. 243. Gehirn eines Agamen (Sp?), *A* dorsale, *B* seitliche Ansicht. *VH* Vorderhirn mit dem Tractus- (*I*) und dem Lobus olfactorius, *z* Zirbeldrüse, *MH* Mittelhirn, *HH* Hinterhirn, *HH*[1] dessen Seitenpartieen, welche sich mit den Corpora restiformia verbinden (vgl. *B*), *NH* Nachhirn mit der Fossa rhomboidalis (*Frh*), *R* Rückenmark, *Inf* Infundibulum mit Hypophyse (*H*), *II* N. opticus mit Chiasma.

Bezüglich der Breitenentwicklung der Hemisphären schliessen sich die **Ophidier**, wie z. B. Tropidonotus natrix, viel enger an



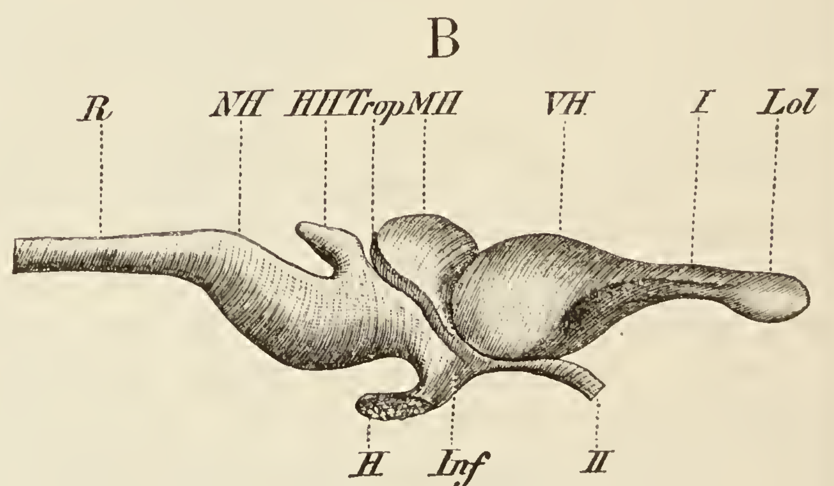


Fig. 244. Gehirn von Tropidonotus natrix. *A* dorsale, *B* seitliche Ansicht. *VH* Vorderhirn mit Tractus- (*I*) und Lobus olfactorius (*Lol*), *Z* Zirbeldrüse, *Inf H* Infundibulum und Hypophyse, *II* N. opticus, *MH* Mittelhirn, *Trop* Tractus opticus (hinteres Vierhügelpaar), *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn mit Fossa rhomboidalis *Frh*, *R* Rückenmark.

die Ascalaboten an, als an Lacerta oder Anguis; überhaupt sind sämmtliche Hirnabschnitte stattlicher ausgebildet als bei letzteren. Dies gilt in erster Linie für das Hinterhirn (Fig. 244 *HH*), das sich wie eine Zipfelmütze eine Strecke weit über die Rautengrube (*Frh*) herüberlegt und sie so zum grossen Theile abschliesst.

Ferner gehört hierher das hoch emporgebauchte, kuppelartige Corpus striatum in den Seitenventrikeln, sowie das stattlich entwickelte Mittelhirn. Die Hypophyse (Fig. 244 *H*) ist breit, kuchenförmig, rauh; bei Lacerta und den Agamen ist sie sehr klein, glatt, kugelförmig.

In seltsamem Contrast mit dieser relativ hohen Ausbildung der einzelnen Hirnregionen steht die schwache, nur durch die Brückenkrümmung angedeutete Hirnbeuge. Eine Scheitelkrümmung fehlt vollständig und die Hemisphären des Vorderhirnes liegen in einer Horizontalebene mit dem Rückenmark.

Nur das Gehirn der **Chelonier** zeigt eine noch geringere Hirnbeuge, als dasjenige der Ophidier; die Brückenbeuge ist hier nur sehr mässig entwickelt. So wenigstens bei Emys europaea.

Eine sehr grosse Rolle spielt die Medulla oblongata, und rechnet man dazu die den Hemisphären unmittelbar angeschlossenen Riechlappen (Fig. 245 *Lol*), sowie die weit geöffnete Rautengrube, so wird man zu der Annahme veranlasst, dass das Schildkrötengehirn die meisten Anknüpfungspunkte darbiete an dasjenige der Urodelen.

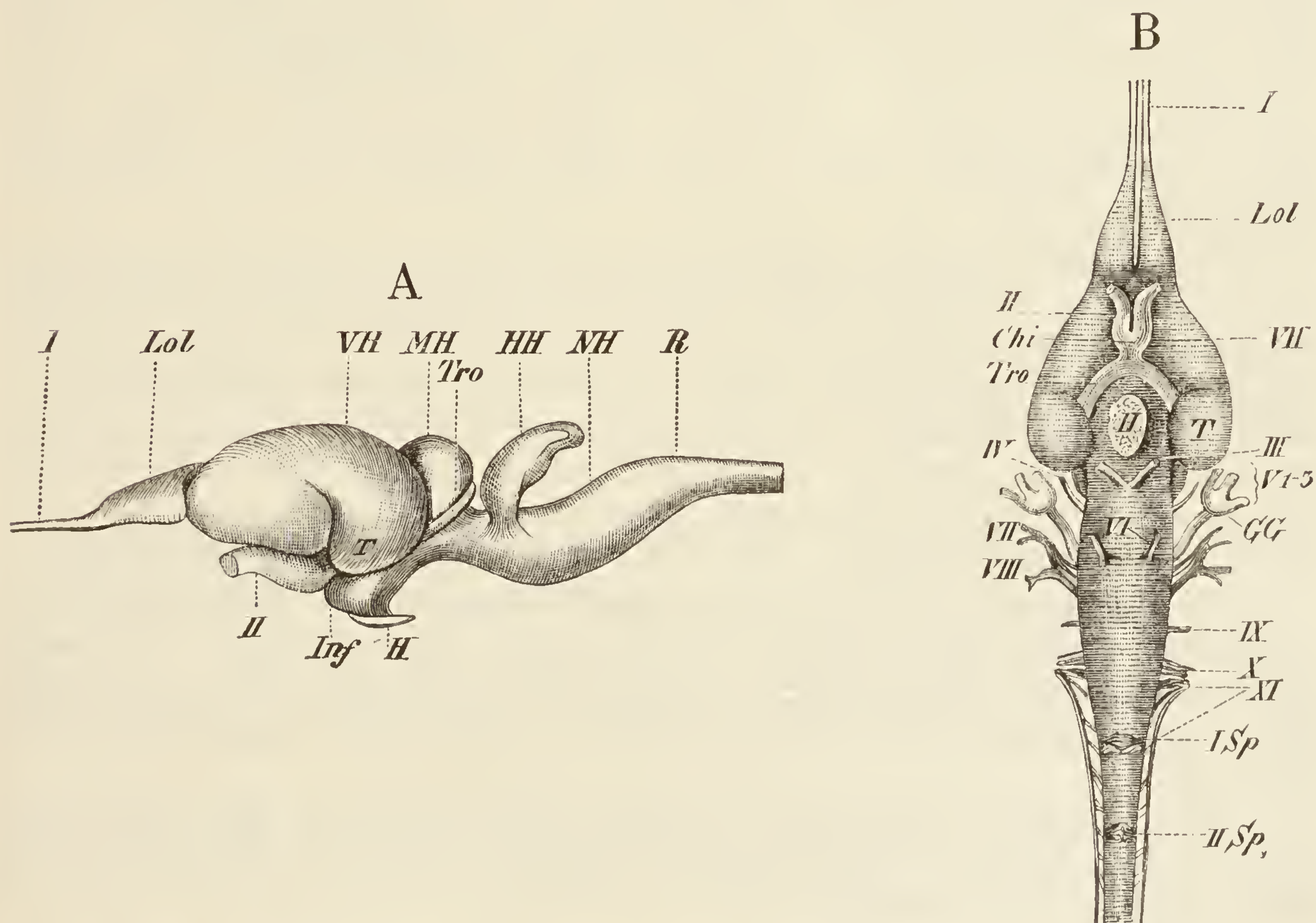


Fig. 245. Gehirn von Emys europaea. *A* seitliche, *B* ventrale Ansicht. *VH* Vorderhirn mit Lobus- und Tractus olfactorius (*Lol I*), *T* Lobus temporalis, *Inf.* Infundibulum mit Hypophyse *H*, *MH* Mittelhirn, *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn. *R* Rückenmark. *II* N. opticus, *Tro* Tractus opticus, *Chi* Chiasma nervorum optic. *III* N. oculomotorius, *IV* N. trochlearis, *V* 1—3 erster, zweiter und dritter Ast des Trigeminus, welche alle drei aus dem grossen, Gasser'schen Ganglion *GG* entspringen, *VI* N. abducens, *VII* und *VIII* N. facialis und acusticus, *IX* N. glossopharyngeus, *X* und *XI* Vagus und Accessorius Will., *ISp. IISp* Erster und zweiter Spinalnerv.

Freilich kann man dabei von nicht mehr als von Aehnlichkeiten reden, insofern die überaus starke Entfaltung der Hemisphären, sowie das klappenartig emporgerichtete Kleinhirn das Schildkrötenhirn nicht nur weit über dasjenige irgend eines Amphibiums erhebt, sondern ihm auch in der Reihe der Reptilien eine sehr hohe Stelle anweist.

Hinten und seitlich an den Hemisphären begegnet man einem, von der übrigen Vorderhirnmasse scharf abgesetzten, auf die Ventralseite hinuntergekrümmten Lappen (Fig. 245 *B T*), der vielleicht als ein allmälig sich abspaltender Lobus temporalis im Sinne des Säugethierhirnes aufzufassen ist. Das im Seitenventrikel liegende Corpus striatum ist sehr kräftig ausgeprägt und krümmt sich nach Art des grossen Ammonshornes der Säuger in die Höhle des Temporallappens bis zur Schädelbasis hinab.

Das Infundibulum ist nicht, wie bei allen übrigen Reptilien, nach hinten, sondern nach vorne gerichtet und kommt mit der anhängenden Hypophyse noch zwischen die Schläfenlappen des Grosshirns zu liegen (Fig. 245 *H*).

Am Hirn der **Crocodilier,** das von Rabl-Rückhard eine ausgezeichnete Darstellung erfahren hat, ist die Brückenbeuge stark ausgesprochen, im Uebrigen kommt es aber nicht zu jener hohen Aufthürmung der übrigen Hirnregionen, wie wir sie z. B. bei Agamen beobachtet haben.

Die Hemisphären, an denen sich wie bei Cheloniern die Andeutung eines Schläfenlappens findet, sind mächtig entfaltet, bilden zusammen einen mit der Spitze nach vorne schauenden Kegel und stürzen unter plötzlicher Verjüngung steil nach vorne ab. Lobi olfactorii sind nicht vorhanden. Sehr klein im Verhältniss zu den Hemisphären ist das Mittelhirn, welches jene berührt, indem auch hier das Zwischenhirn ganz in die Tiefe gerückt und von oben gar nicht sichtbar ist.

Nach hinten von dem spaltförmigen III. Ventrikel liegt die hintere Commissur, während sich die mittlere zwischen beiden Sehhügeln ausspannt. Vor den Foramina Monroi, also zwischen dem hinteren Abschnitte beider Hemisphären liegt eine dritte, an die Commissura anterior sich anschliessende Commissur, die, da sie nur die Manteltheile des Grosshirnes verbindet, wohl nicht anders als im Sinne eines Fornix der Säuger gedeutet werden kann. Sehr deutliche Spuren eines Fornix besitzt namentlich Psammosaurus terrestris (Rabl-Rückhard).

Die Corpora striata in den Seitenventrikeln sind sehr stark entwickelt und füllen letztere so weit aus, dass nur noch ein enger Spaltraum übrig bleibt, und in ähnlicher Weise wird auch der rundliche Ventrikel des Mittelhirnes durch einen Markhügel ausgefüllt (Figur 246).

Sehr stattlich ausgeprägt ist das Hinterhirn, das eine nach allen Seiten hin wohl abgerundete Kuppel mit hoch aufspringender Mittelpartie (*HH*) darstellt.

Die Rautengrube wird vom Hinterhirn eine Strecke weit überlagert, doch bleibt sie verhältnissmässig weiter offen als bei Sauriern und Ophidiern, doch nicht so weit wie bei Cheloniern.

Rechts und links fliesst das Hinterhirn durch stielartige Auswüchse (HH^1) zusammen mit den Corpora restiformia, welche seitlich von der Fossa rhomboidalis eine keulenartige Anschwellung zeigen (Fig. 246 *Cl*). Zwischen Mittel- und Hinterhirn liegt eine Quer-Commissur, aus der der Troch-

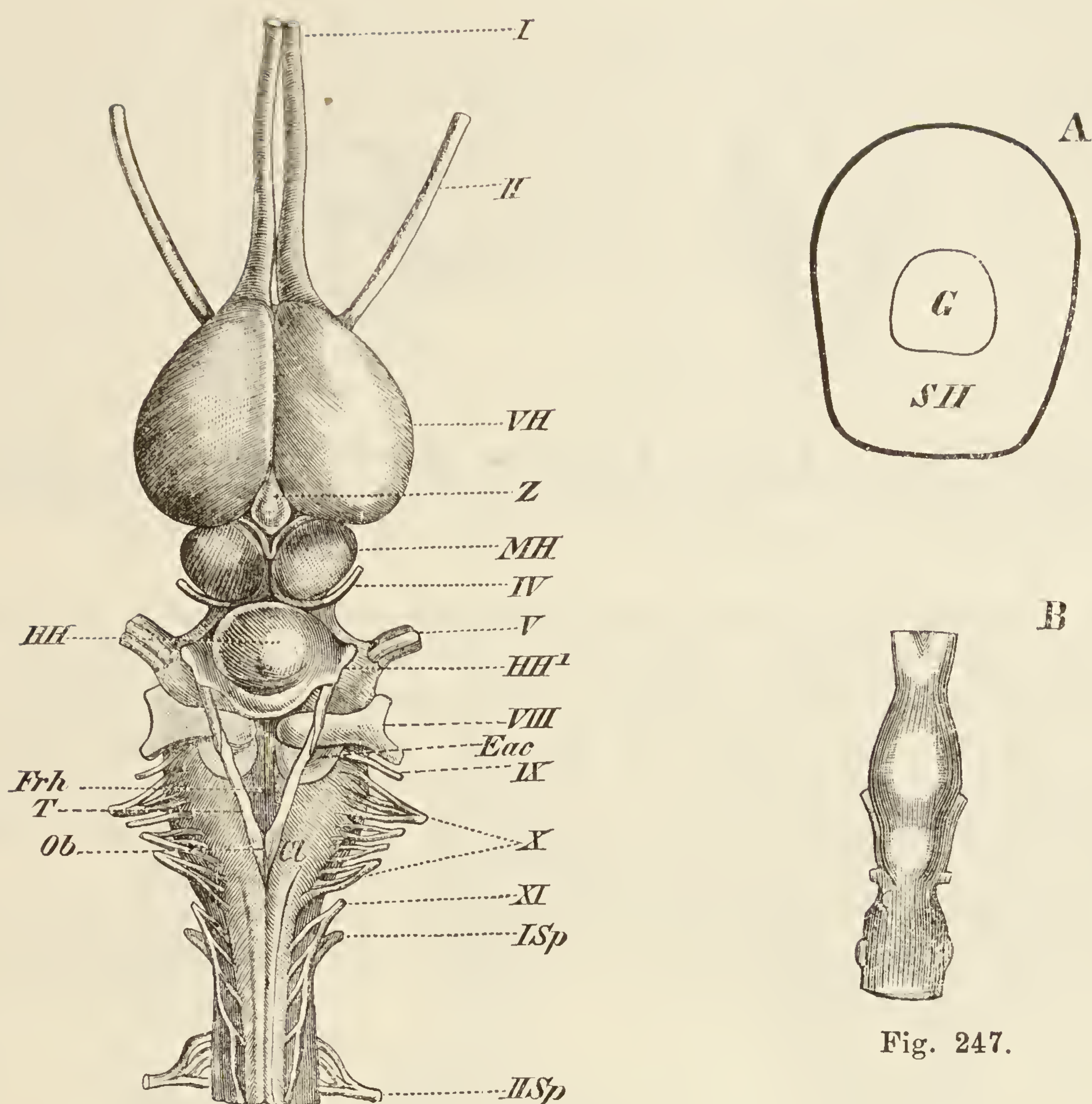


Fig. 246.

Fig. 247.

Fig. 246. Gehirn des Alligators von der Dorsalseite nach Rabl-Rückhard. *VH* Vorderhirn, *Z* Zirbeldrüse, *MH* Mittelhirn, *HH* und *HH*¹ Mittel- und Seitenpartieen des Hinterhirnes. *Frh* Fossa rhomboidalis des Nachhirnes, umgeben von den Eminentiae acusticae (*Eac*), den Taeniae medullares *T*, dem Obex (*Cb*) und der Clava (*Cl*), *I* Olfactorius, *II* Opticus, *IV* Trochlearis, *V* Trigeminus, *VIII* Acusticus, *IX* Glossopharyngeus, *X* Vagus, *XI* Accessorius Will., *ISp IISp* erster und zweiter Spinalnerv.

Fig. 247. *A* Sacralhöhle, *B* Gehirn von Stegosaurus ungulatus, nach Marsh, *G* das Gehirn, in die Sacralhöhle eingezeichnet, um die Volums-Differenzen zwischen beiden zu zeigen (vgl. den Abschnitt über das Rückenmark).

learis (*IV*) entspringt. Sie entspricht dem Velum medullare anterius der Säuger.

Das Dinosaurier-Gehirn, dessen Kenntniss wir Professor Marsh verdanken, steht auf sehr niederer Entwicklungsstufe und ist viel näher mit demjenigen der Lacertilier als mit dem der Vögel verwandt. Es zeichnet sich aus durch kleine Hemisphären, sehr starke Riechlappen und ein auffallend grosses Mittelhirn (Fig. 247).

Das Dinosaurier-Genus Stegosaurus (vergl. die Fig. 247) besitzt das relativ kleinste Gehirn unter allen landlebenden Wirbelthieren.

Vögel.

Die schon bei Reptilien durchweg sich anbahnende höhere Stufe des Vorderhirnes macht sich bei Vögeln noch viel mehr bemerklich. Indem nun jener Hirnabschnitt immer mehr an Umfang gewinnt, kommt er dorsalwärts von den übrigen Hirnregionen zu liegen, so dass diese eine basale Lagerung gewinnen. Das Hinterhirn allein bleibt in seiner ganzen Ausdehnung unbedeckt und bewahrt so seine freie

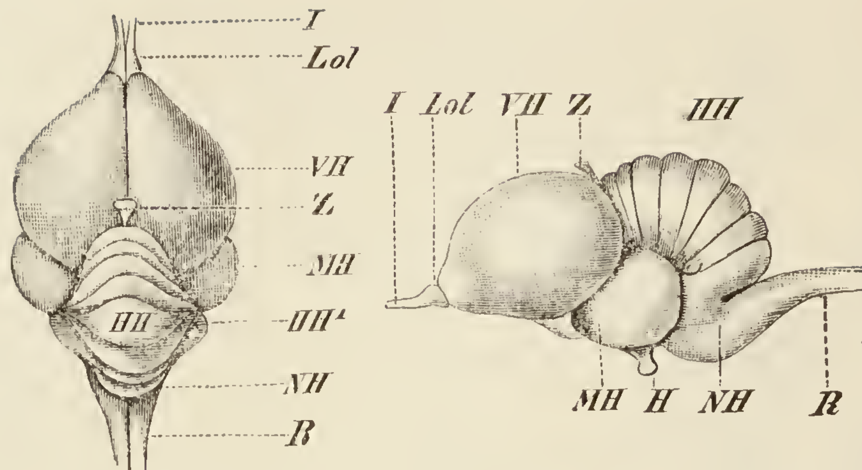


Fig. 248. Hirn der Taube. *A* von oben, *B* von der Seite. *VH* Vorderhirn, *Z* Zirbel. *MH* Mittelhirn, *HH*, *HH*¹ Hinterhirn (Vermis und Partes laterales), *NH* Nachhirn, *R* Rückenmark, *H* Hypophyse, *I* N. olfactorius, *Lol* Lobus olfactorius.

Lage. Es deckt nach hinten die Rautengrube vollständig zu und besteht aus einer starken, wurmartig gekrümmten Mittel- und aus zwei, nach Form und Grösse ungemein schwankenden Seitenpartieen (Flocculi). Erstere zeigt, indem sie aus einer grösseren Anzahl hinter einander liegender Querlamellen besteht, zahlreiche Furchen und auch die Seitenflügel sind gefaltet und erinnern da und dort, wie z. B. bei Hirundo, an ein Paar frei hinausstehender Cravattenzipfel.

Im Sagittalschnitt des Hinterhirns sieht man das als Arbor vitae bezeichnete Faltensystem aus grauer und weisser Nervensubstanz.



Fig. 249. Hirn von Columba domestica in situ, Schnitt wie oben. *VH* Vorderhirn, *C* Commissur, *H* Hypophyse mit Infundibulum (*Inf*), *II* Sehnerv, *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn, *R* Rückenmark.

Die Medulla oblongata (*NH*) ist ventralwärts stark verdickt und springt weit nach vorne aus (Brückenkrümmung).

Das Mittelhirn ist in seinen beiden Hälften auseinander und nach abwärts gerückt, so dass diese seitlich in die vom Hinter-, Nach- und Vorderhirn begrenzte Bucht zu liegen kommen. Bei manchen Vögeln von oben her sichtbar, wird das Mittelhirn bei andern von den Hemisphären ganz zugedeckt und ist nur bei der Seitenansicht des Gehirns wahrzunehmen. Stets sind die beiden Seitentheile durch eine bandartige, den Aquaeductus Sylvii überbrückende Commissur mit einander verbunden.

Die Hemisphären sind glatt und ihre dorsale Fläche ist oft von der ventralen, die dellenartig vertieft sein kann, scharf abgesetzt. Ein Temporallappen kann vorhanden sein oder fehlen; besonders deutlich entwickelt findet er sich bei Papageien.

Lobi olfactorii kommen nicht allen Vögeln zu und sie sind da, wo sie vorkommen, stets nur klein und unscheinbar.

Beide Hemisphären sind, wie bei Reptilien, nur durch die Commissura anterior miteinander verbunden; in ihrem Innern findet sich ein so stattliches Corpus striatum, dass dieses eigentlich die Hauptmasse des ganzen Vorderhirns ausmacht. Die Verbindung der Seitenventrikel mit dem dritten wird, wie bei Reptilien, durch das Foramen Monroi bewerkstelligt.

Die Zirbel kann in Folge der starken Entwicklung des Vorderhirnes ihre Lage ändern, indem sie bei manchen Vögeln nicht mehr nach vorne, sondern nach oben und etwas nach hinten gerichtet ist. Ihre Wände sind, wie bei den Reptilien, zum grössten Theile in

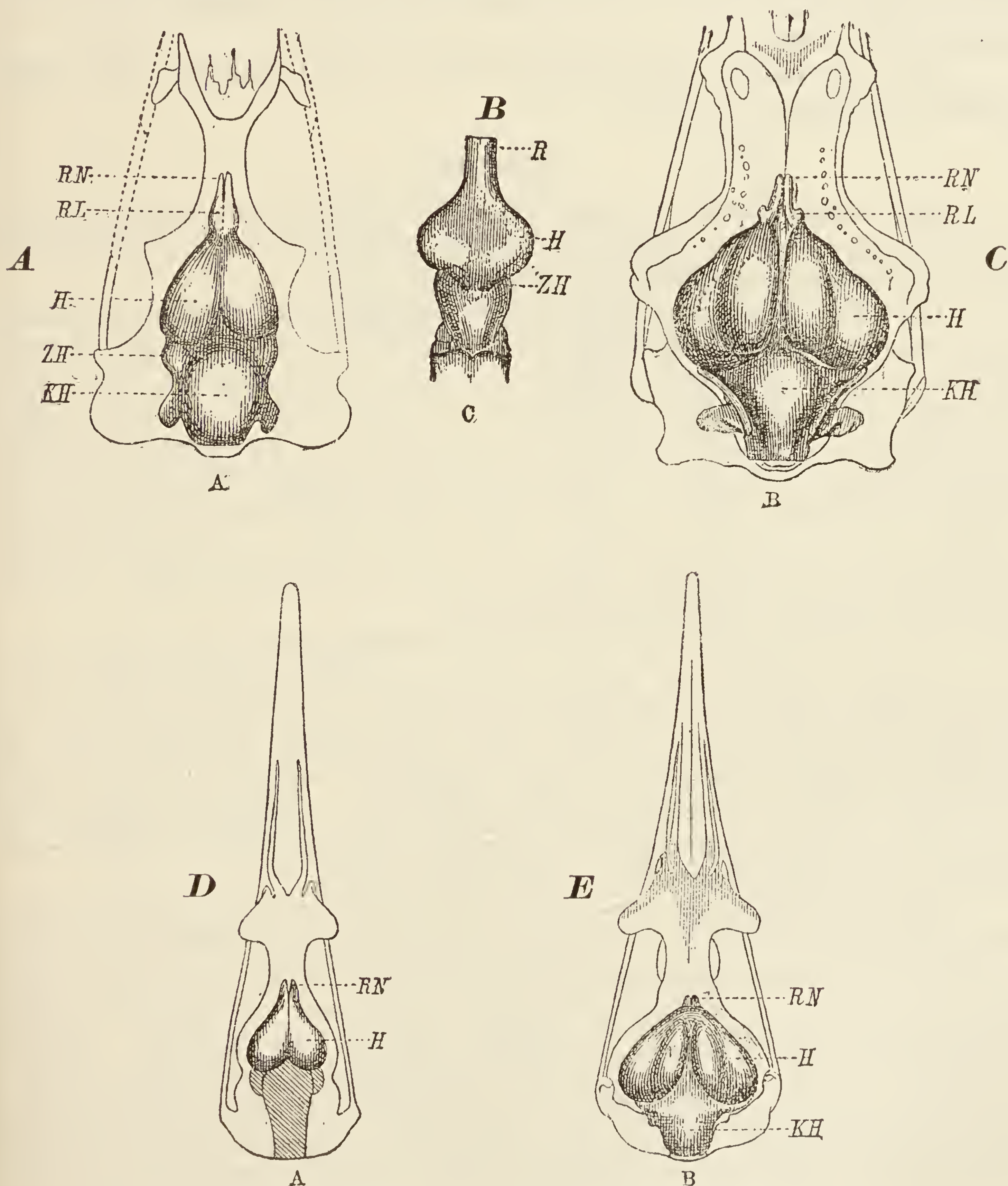


Fig. 250. Gehirn des Hesperornis regalis *A*, des Alligators *B*, des Colymbus torquatus *C*, des Ichthyornis victor *D*, der Seeschwalbe (Sterna cantiaca) *E*. Sämmtliche Figuren nach Marsh. *RL* Riechlappen, *RN* Riechnerven (*R*), *H* Hemisphären, *ZH* Zwischenhirn, *KH* Kleinhirn.

Bindegewebe umgewandelt, doch haftet ihr distales Ende immer noch an der Dura mater.

Entsprechend der steil aufsteigenden Schädelbasis nimmt auch die Längsaxe des Gehirns eine so steile Richtung an (Fig. 249), dass sie mit der von der Schnabelspalte nach hinten gezogenen Kopflängsaxe fast einen rechten Winkel beschreibt. Die der Kreideperiode angehörigen Zahnvögel, mit Hesperornis an der Spitze, besassen ein sehr kleines Gehirn, beziehungsweise sehr kleine Hemisphären (Fig. 250). Es steht einem Reptiliengehirn (Alligator) ungleich näher, als demjenigen eines heute lebenden Vogels. Die Lobi olfactorii, welche, wie wir oben sahen, bei den Vögeln der Jetztzeit eine nur sehr untergeordnete Rolle spielen, waren bei den Odontornithes stark ausgebildet. Die Riechnerven durchbrechen zwei Löcher, um in die Nasenhöhle zu gelangen. Der Sehnerv und das mit deutlichen Flocculi versehene Hinterhirn waren sehr stark.

Von dem Gehirn des Archaeopteryx hat man bis jetzt keine sichere Kenntniss.

Säuger.

Wie schon früher bei der allgemeinen Einleitung betont wurde, unterscheidet sich das Säugethierhirn durch folgende Hauptpunkte von demjenigen aller übrigen Vertebraten.

Das Vorderhirn gewinnt den übrigen Hirntheilen gegenüber eine ausserordentliche Entfaltung und die Riechlappen sind an seine Basis gerückt. Was bei den Vögeln schon angebahnt ist, die Ueberlagerung der übrigen Hirnabschnitte von Seiten des Vorderhirns, sehen wir hier durch Auswachsen eines Hinterhauptlappens bei den höchsten Typen, den Primaten, noch viel weiter gediehen. Bei den niederen Typen der Säuger liegt das Hinterhirn nach rückwärts von den Hemisphären noch mehr oder weniger weit frei zu Tage, ja selbst das Mittelhirn kann noch unbedeckt bleiben, wie z. B. bei manchen Marsupialiern, Nagern und Insectivoren.

Der tief eingreifendste Fortschritt des Säugethierhirns documentirt sich in der Entwicklung zweier grosser Commissuren-Systeme, welche beide Hälften des Vorderhirnes resp. des Vorderhirn-Mantels mit einander verbinden und welche man als **Gewölbe (Fornix)** und als **Balken (Trabs)** bezeichnet. Ihnen gegenüber spielen die, uns schon von den übrigen Vertebraten her bekannten, die Basal-Ganglien mit einander verbindenden drei Commissuren, welche auch bei den Säugethieren persistiren, nur eine untergeordnete Rolle.

War die Oberfläche des Vorderhirns bei Fischen, Amphibien, Reptilien und Vögeln durchaus glatt und sahen wir einen Zerfall in Lappen kaum in schwachen Spuren angedeutet, so finden wir bei einer grossen Anzahl von Säugern **Furchen** auftreten, wodurch die Hirn-Oberfläche ihren Charakter gänzlich ändert. Es kommen dadurch zwischen je zwei Furchen liegende **Windungen (Gyri)** sowie grössere **Lappen** zu Stande, die man mit Zugrundelegung der Schädelregionen als **Lobus frontalis, parietalis, occipitalis, temporalis** und **centralis** bezeichnet [1]). Alle diese Bildungen sind in erster Linie auf einen Fal-

---

1) Dieser Zerfall in einzelne Lappen führt auch zu einer schärferen Differenzirung der Hemisphären-Ventrikel, so dass man an ihnen einen vorderen, hinteren und unteren Abschnitt (Cornu anterius, posterius und inferius) unterscheiden kann. Es wird von ihnen später noch die Rede sein.

tungsprocess zurückzuführen, der dadurch hervorgerufen wird, dass die Intensität des Gehirn-Wachsthums nicht congruent ist derjenigen des Schädels, sondern dass sie die letztere weit übertrifft. Furchen, Windungen und Lappen zeigen eine bei allen Säugethieren typische Anordnung, stimmen also in ihrer Grundlage vollkommen mit einander überein, zeigen aber sehr starke quantitative Differenzen.

Auf alle diese Verhältnisse wird später näher eingegangen werden und wir haben uns jetzt noch mit dem letzten Hauptpunkt zu beschäftigen, welcher für das Säugethier-Gehirn charakteristisch ist, ich meine die Nackenbeuge. Dieselbe ist namentlich bei den höheren Säugethiergruppen stark entwickelt, so dass das Gehirn in der Gegend der Medulla oblongata von der Axe des Rückenmarkes scharf abgeknickt und wie nach vorne umgekippt erscheint. Vergl. auch die Schädeldurchschnitte auf pag. 283 und 284.

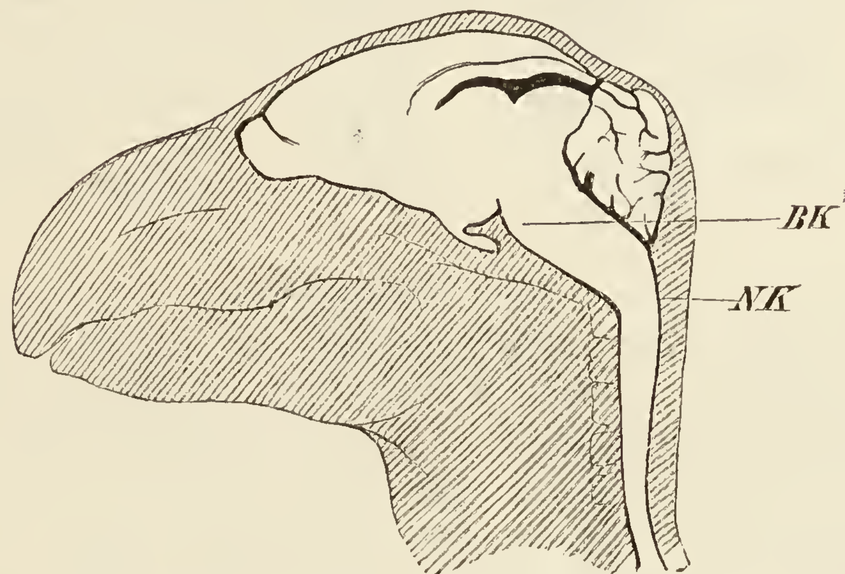


Fig. 251. Hirn von Cavia cobaia in situ, Schnitt wie oben. *BK* Brücken-, *NK* Nackenbeuge.

Die von den Corpora restiformia eingefasste Rautengrube wird theils von den sogenannten Marksegeln (Vela medullaria), theils vom Hinterhirn zugedeckt.

Dass letzteres aus einer mittleren und zwei seitlichen Partieen besteht, haben wir schon bei Reptilien und noch deutlicher bei den Vögeln gesehen und wie nun bei letzteren die zuerst entstehende und als **Wurm** zu bezeichnende Mittelpartie weitaus an Masse hervorragt, so ist dies auch noch bei vielen Säugern, wie namentlich bei den niederen Formen zu beobachten. Höhere Typen dagegen gehen ein umgekehrtes Verhalten ein, insofern hier die Seitentheile zu den sogenannten Kleinhirnhemisphären und den **Flocculi** auswachsen, an denen man eine grosse Zahl von Lappen und Windungen unterscheidet.

Der zwischen ihnen liegende Wurm fungirt weiter als ein reich gefaltetes Verbindungs-System beider Hemisphären. Mit der Herausbildung der letzteren tritt aber noch eine weitere, grosse Commissur zwischen ihnen auf, nämlich die **Brücke** (Pons). Diese, bei den niedersten Säugern, wie bei den Monotremen und Marsupialiern noch schwach entwickelt, besteht aus einer auf beiden Seiten des Hinterhirnes entspringenden Fasermasse, welche ventralwärts ausstrahlend, die Medulla oblongata halfterartig umschlingt. An der hinteren Circumferenz des Pons trifft man auf besonders differenzirte Ge-

bilde des Rückenmarkes, die man als Oliven und Pyramiden bezeichnet, an seiner vorderen Grenze dagegen sieht man die Fasersysteme des Rückenmarkes in Form der sog. Grosshirnschenkel (Crura s. pedunculi cerebri) wieder hervortreten, in die Basalganglien, d. h. in das Corpus striatum und in den Thalamus opticus und weiterhin in die Hemisphären des Vorderhirns ausstrahlen (Figur 252, *C.C.*).

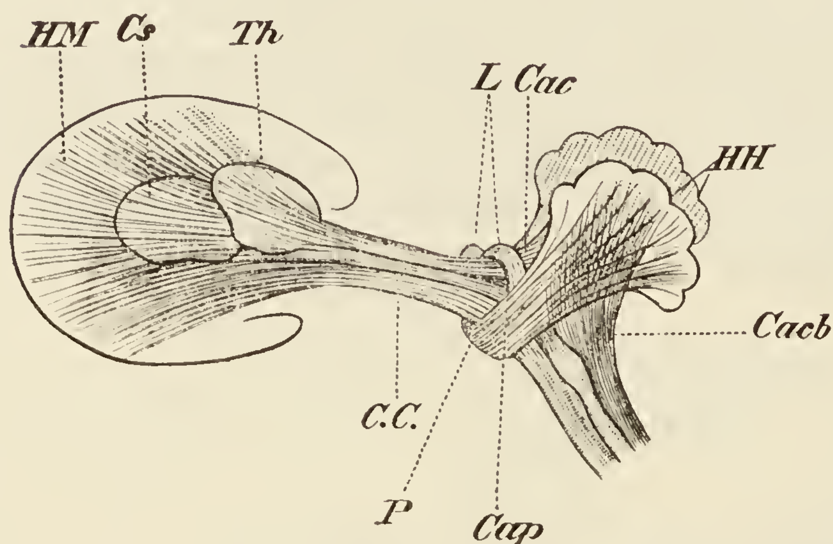


Fig. 252. Die Hauptfasersysteme des menschlichen (Säugethier-) Gehirnes, schematisch. *Cacb* Crura medullae ad cerebellum, *Cap* Crura cerebelli ad pontem, *Cac* Crura cerebelli ad Corpora bigemina, *CC* Crura (Pedunculi) cerebri, *HM* Hemisphären, *Cs* Corpus striatum, *Th* Thalamus opticus, *L* Lemniscus, *P* Pons, *HH* Hinterhirn (cerebellum).

Ausser den zur Brücke sich verbindenden Crura cerebelli ad pontem (Fig. 252, *Cap*) unterscheiden wir am Hirterhirn noch zwei Fasersysteme, wodurch dessen Verbindung einerseits mit dem Nachhirn, andrerseits mit dem Mittelhirn bewerkstelligt wird (Crura medullae ad cerebellum und Crura cerebelli ad Corpus bigeminum resp. ad cerebrum, (Fig. 252, *Cacb*, *Cac*).

Das Mittelhirn oder Corpus bigeminum (unpassend: quadrigeminum) ist bei den Säugern zu einem sehr kleinen Hirnabschnitt geworden. Eine über seine dorsale Fläche wegziehende Kreuzfurche lässt es in zwei Hügelpaare, ein vorderes und ein hinteres zerfallen. Auf dem vorderen Paar ruht die Zirbel, welche sich von ihrem ursprünglichen, uns von den Fischen her bekannten Verhalten sehr weit entfernt. Erstens ist sie in postembryonaler Zeit unter die Hemisphären des Vorderhirnes ganz hinabgerückt resp. von ihnen nach hinten umgelegt und so also ausser allen Contact mit den Schädeldecken und Hirnhüllen gesetzt; zweitens ist sie zu einem rundlich ovalen oder auch mehr platten, mit sogenanntem Hirnsand angefüllten Säckchen umgebildet. Sie bleibt übrigens durch zwei, nach vorne laufende, starke Stiele, die sog. Pedunculi epiphyseos s. conarii mit ihrem Mutterboden, dem Zwischenhirn, d. h. den medialen Flächen der Sehhügel (Stria medullaris) verbunden. Die zwischen jenen liegende vordere Wand des ursprünglichen Zirbelschlauches ist bindegewebig umgewandelt.

In den Pedunculi epiphyseos allein persistirt zeitlebens die Nervensubstanz.

Unmittelbar vor dem vordern Vierhügelpaare begegnen wir der uns schon von den Fischen her bekannten Commissura posterior. Sie spannt sich wie eine Brücke über den Eingang zum Mittelhirn-Ventrikel, welcher bei den Säugern auf einen engen Verbindungscanal (Aquaeductus Sylvii) zwischen Ventriculus III und IV reducirt ist (vergl. Fig. 230, *Cp*).

Der dritte Ventrikel setzt sich, wie überall, nach abwärts in das

Tuber cinereum und das Infundibulum fort und dieses wird unten durch die Hypophyse abgeschlossen. Während wir nun aber bei den übrigen Vertebraten das Dach des dritten Ventrikels z. gr. Th. durch Aderhautgeflechte gebildet sehen, finden wir es bei den Säugern ausserdem noch durch den Fornix und den Balken vervollständigt.

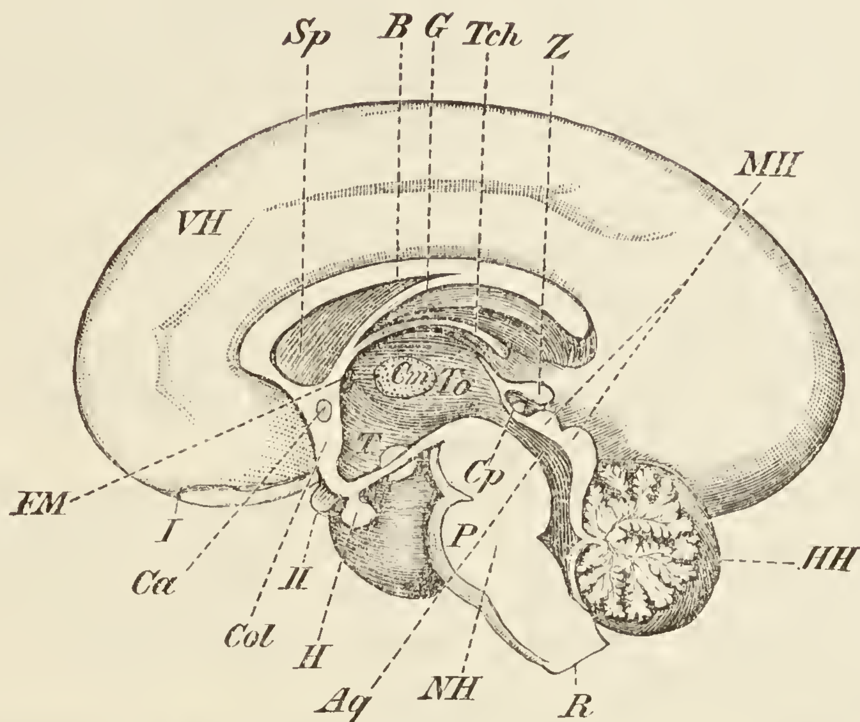


Fig. 253. Gehirn des Menschen, Medianschnitt. *VH* Vorderhirn, *To* Thalamus opticus (Zwischenhirn) mit der mittleren Commissur *Cm*, *Z* Zirbel, *T* Trichter (Infundibulum), H Hypophyse, *MH* Mittelhirn mit dem Aquaeductus Sylvii *Aq*, nach vorne davon die hintere Commissur *Cp*, *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn mit Pons *P*, *R* Rückenmark. *B* Balken, *G* Gewölbe, welches nach vorne und abwärts zu den Columellae *Col* ausläuft; vor diesen bei *Ca* die vordere Commissur, zwischen ihnen und dem Sehhügel (*To*) das Foramen Monroi *FM*, *Tch* Tela chorioidea, *I* N. olfactorius, *II* N. opticus.

Der sog. „Hirnschlitz" findet also hier dorsalwärts einen dreifachen Abschluss. Jene beiden grossen Commissuren, das Gewölbe und der Balken, entstehen innerhalb der grossen Sagittalspalte des Vorderhirnes und zwar dadurch, dass sich die beiden Hemisphäreninnenwände nach vorne von der „embryonalen Schlussplatte" enge aneinander legen und mit einander verwachsen. Die Verwachsungsstelle hat die Form eines Dreiecks und zwar findet die gegenseitige Verlöthung nur an der Peripherie des Dreiecks statt, während die centralen Partieen desselben nicht betheiligt sind. (Mihalkovics.) Hier existirt also ein, von zwei senkrechten Marklamellen (Septum pellucidum) eingeschlossener, spaltartiger Hohlraum und dies ist der Ventriculus quintus s. septi pellucidi. Man wird nun einsehen, warum ich früher schon diesem, erst secundär entstehenden, Ventrikel eine Ausnahmestellung unter allen übrigen Hirnventrikeln zuerkannte. An der hinteren Circumferenz jener dreieckigen Verwachsungsstelle entstehen nun die vordere Commissur und die an der Basis cerebri als Corpora mammillaria oder als unpaares Corpum mammillare (z. B. beim Kaninchen) zu Tage tretenden, vorderen Schenkel des Gewölbes (Columellae, Fig. 253, *Col*). An der oberen Circumferenz jener Verwachsungsstelle bildet sich der Balken oder, genauer gesagt, zunächst dessen Knie.

Indem nun Gewölbe und Balken weiter nach hinten auswachsen, beziehungsweise bis ins Unterhorn hinabgelangen (hintere Gewölbschenkel = Fimbriae), decken sie den Hirnschlitz mehr und mehr zu

und zwar geschieht dies bei verschiedenen Säugethieren in sehr verschiedener Weise, je nachdem die Hemisphären mehr oder weniger weiter nach hinten auswachsen. Dem entsprechend werden wir den besten Verschluss des III. Ventrikels oder, was dasselbe bedeutet, den längsten Balken und das längste Gewölbe bei den höchsten Typen d. h. bei den Primaten treffen. Beide gehen hier aus der, bei niederen Formen vorhandenen, steil von hinten nach vorne abstürzenden Stellung in die wagrechte über. — Das andere Extrem bilden die Monotremen, Marsupialier und manche Edentaten, bei welchen die ausserordentlich stark entwickelte, vordere Commissur für den kurzen Balken gewissermaassen ergänzend eintritt.

Im Seitenventrikel des Vorderhirns kann man drei Abtheilungen unterscheiden, die man als Hörner bezeichnet.

Anfangs findet sich nur ein Vorder- und Unterhorn, später aber wächst mit der Entwicklung eines Occipital-Lappens aus jenen noch ein Hinterhorn hervor.

Im Vorderhorn liegt der Streifenhügel und der bei Säugern damit verwachsende Sehhügel frei zu Tage; zwischen beiden trifft man einen besonderen Faserzug, der den Namen Stria cornea führt. Eine zwischen beiden Thalami optici ausgespannte Commissura media s. mollis ist stets vorhanden.

Im Hinter- und Unterhorn findet sich eine faltige Einstülpung der Hemisphären-Innenwand, die man als Pes hippocampi minor und major oder als Ammonshorn bezeichnet.

In ihrem Gefolge treten an der Hemisphären-Oberfläche die oben schon erwähnten Furchen auf, die man als Ammons-, Vogelklauen- und Parieto-occipitalfurchen bezeichnet. Die Ammonsfurche schwindet später wieder, ist aber in ihrer Entstehung wie die beiden andern durch Faltungen der ganzen Wand bedingt und deswegen kann man sie als Total- oder primäre Furchen den aus localen Wucherungen der Hirnrinde entstehenden Rinden- oder secundären Furchen gegenüberstellen (Ecker, Mihalkovics) [1]).

Von den letzteren sind die wichtigsten: der Sulcus calloso-marginalis, S. Sylvii, und der S. centralis s. Rolando (Fig. 254).



Fig. 254. Hirnwindungen des Menschen, nach A. Ecker.

Lf	Lobus	frontalis
Lp		parietalis
Lo		occipitalis
T		temporalis

a, *b*, *c* oberer, mittlerer und äusserer Gyrus frontalis, *X*, β^1 vordere und hintere Centralwindung, durch den Sulcus Rolando (*R*) von einander getrennt, *co* an der dorsalen Hirnfläche eben noch einschneidender Sulcus calloso-marginalis. *P*, P^1 innere und äussere Scheitelwindung, beide durch die Interparietalfurche (*I*) von einander getrennt, *Po* Parieto-occipitalfurche, *FS* Fossa Sylvii, 1—3 obere, mittlere und untere Temporalwindung. *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn, *R* Rückenmark.

1) Jene Furchen erlangen im Hinblick auf die Localisationsfrage der psychischen Processe von Tag zu Tag eine höhere Bedeutung.

Der eben gegebenen Darstellung habe ich das menschliche Gehirn zu Grunde gelegt, doch kann hier auf keine weiteren Details eingegangen werden.

Was nun die Furchen- und Windungssysteme der übrigen Säugethiere betrifft, so lässt sich häufig, was die Haupt- oder Grundfurchen betrifft, der gemeinschaftliche Grundplan nicht verkennen, dies gilt z. B. für die Carnivoren und die Primaten, wenn auch letztere gewisse Eigenthümlichkeiten vor dem Carnivoren-Gehirn voraus haben, wie z. B. die Fissura parieto-occipitalis und die secundären Furchen, wie namentlich im Bereich des Stirnlappens; kurz im Einzelnen existiren zwischen den Haupttypen ziemlich grosse Differenzen. Dies erhellt z. B. aus einer eingehenderen Betrachtung des Fuchsgehirns (Fig. 255). Man unterscheidet hier bei der Profilansicht des Gehirns ein System von sogenannten Bogenfurchen (*a*, *b*, *c*, *d*), welche alle in mehr oder weniger concentrischen Zügen die Fossa Sylvii (*S*) zwingenartig umgreifen.

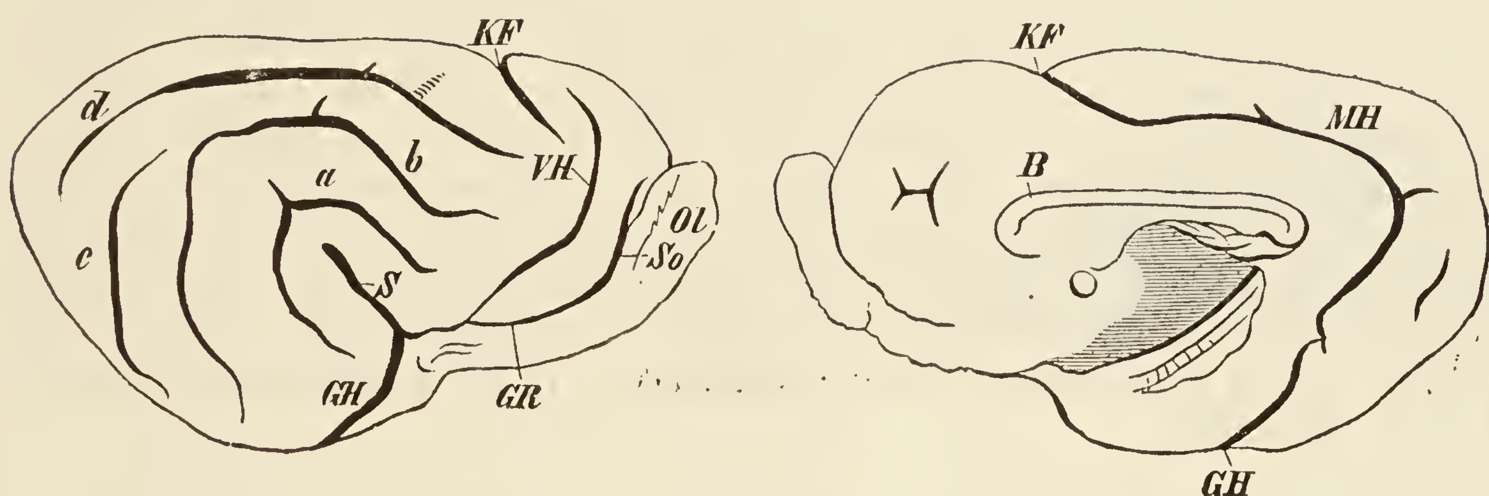


Fig. 255. Gehirn vom Fuchs, ***A*** von der Seite, ***B*** im Medialschnitt. Nach Pansch, *a*, *b*, *c*, *d* Bogenfurchen, deren Vorderenden die Furche *VH* umgreift, *GR* Grenzfurche des Riechkolbens (*Ol*), *SO* Sulcus olfactorius, *GH* Grenzfurche des Lobus Hippocampi, *MH* mediale Hauptfurche, *KF* Kreuzfurche, *S* Sulcus Sylvii, *B* Balken.

An ihrem unteren Ende geht die Fossa Sylvii in zwei Furchen über, wovon die vordere nach kurzem Laufe sich wieder in zwei Furchen theilt. Die eine davon (*VH*) umgreift in ziemlich starker Krümmung die vorderen Enden der Bogenfurchen, die andere (*GR*), welche Grenzfurche des Riechkolbens genannt wird (Pansch), läuft in den viel tieferen Sulcus olfactorius (*SO*) aus. Die nach hinten von der Fossa Sylvii ausgehende Furche (*GH*) heisst Grenzfurche des Lobus Hippocampi. Sie geht anfangs rückwärts, biegt dann medianwärts um und fliesst an der Hemisphären-innenwand mit dem unteren Ende der hier befindlichen medialen Hauptfurche zusammen (Pansch), Fig. 255, *B*. Den Lauf dieser grossen Furche, welche als sog. Kreuzfurche den oberen Rand der Hemisphären tief einschneidet, ersieht man am besten aus der Abbildung 255 ***A*** und ***B***, so dass ich mir eine nähere Schilderung ersparen kann. Von diesem Grundplan weichen die Hirn-Windungen des Wolfes und Hundes nicht ab und auch bei Felinen, Ursinen und Mustelinen bestehen die Differenzen nur in untergeordneten Punkten, wie z. B. in Unterbrechung dieser oder jener Furche, in der geringeren Zahl von Bogenfurchen etc. Sehr primitiv sind die Furchen der Viverrina, doch sind auch sie auf den dem Fuchsgehirn entlehnten Grundplan reducirbar. Eine ausserordentlich reiche Zahl von Windungen zeigen das Vorder- und Hinterhirn

der Cetaceen[1]), der Ungulaten und des Elephanten. Dem andern Extrem, d. h. vollkommen glatten Hemisphären begegnen wir bei manchen Edentaten und den fleischfressenden Beutelthieren.

Auffallend ist, dass die Vertreter der zwei Haupttypen der Monotremen, nämlich Ornithorhynchus und Echidna, bezüglich der Structur ihrer Hirnoberfläche sehr bedeutend von einander abweichen. Während nämlich Echidna reiche Windungen zeigt, sind die Hemisphären von Ornithorhynchus vollkommen glatt.

Zum Schluss sei noch einiger ausgestorbener, aus dem Eocän N. Americas stammender Säugethier-Geschlechter Erwähnung gethan, von deren Gehirn wir uns wenigstens in den äusseren Formverhältnissen, nach den Mittheilungen von Marsh, auf Grund der vorhandenen „Steinkerne", eine recht gute Vorstellung verschaffen können. Sie sowohl, wie auch das über das Gehirn der Zahnvögel Mitgetheilte werfen ein helles Licht auf die Stammesgeschichte des Vertebratengehirns im Allgemeinen.

Alle jene Geschlechter, wie in erster Linie Dinoceras mirabile (Fig. 256, *D*, *E*, *F*) sind durch die ausserordentliche Kleinheit des Gehirnes und vor Allem des Vorderhirnes, sowie durch die niedere Entwicklungsstufe desselben characterisirt. So zeigt das Hirn des obgenannten Thieres eine so auffallende Aehnlichkeit mit demjenigen der Lacertilier, dass man dasselbe ohne Kenntniss des Skeletes unbedingt für ein Eidechsengehirn erklären würde. Wie klein die Dimensionen des Dinoceras-Gehirnes waren, geht daraus hervor, dass man den Steinkern desselben durch den grössten Theil des Wirbelcanales frei hindurchziehen kann (Marsh).

---

1) G. A. Guldberg verdanken wir folgende wichtige Notizen über das centrale Nervensystem der Cetaceen. Trotz des fast totalen Schwundes der hinteren Extremitäten, beziehungsweise des Beckengürtels, zeigt das Rückenmark von Balaenoptera Sibbaldii und B. musculus im Fötalstadium noch eine Intumescentia lumbalis. Bei erwachsenen Cetaceen lässt sich kein Centralkanal und keine Fissura longitudinalis posterior medullae mehr nachweisen. Weder das Gehirn noch das Rückenmark erfüllen die für sie bestimmten Höhlen vollständig; es bleibt vielmehr beiderseits ein sehr weiter Peridural-Raum bestehen, der von Fett, Bindegewebe und auch von starken Gefässplexus erfüllt ist. Letzterer besteht im Wesentlichen aus Arterien, wie dies auch bei anderen im Wasser lebenden Säugethieren vorkommt. Es handelt sich dabei offenbar um eine sichere und (während des Tauchens) andauernde Versorgung des Central-Nervensystems mit sauerstoffhaltigem Blute.

Auffallend sind die bei Cetaceen nicht nur am Gehirn — und dahin gehört auch die Hypophyse — sondern auch an anderen Körperstellen vorkommenden Asymmetrieen. Beim Fötus der Balänopteriden ist der Lobus olfactorius grösser als beim erwachsenen Thier und dies fällt unter denselben Gesichtspunkt, wie die früher erwähnte Intumescentia lumbalis. Der Tractus olfactorius ist stets vorhanden, der Bulbus olfactorius aber, wie es scheint, nur beim Fötus. Bei Delphinus delphis und Phocaena communis kann der ganze Nervus olfactorius fehlen; bei Hyperoodon ist er vorhanden, aber sehr zart. Der Lobus insulae erreicht bei Cetaceen wohl unter allen Säugern die grösste Entwicklung. Das Gehirngewicht der Balänopteriden im Verhältniss zum Körper ist kleiner $\left(\frac{1}{12000} - \frac{1}{25000}\right)$ als bei irgend einem andern Säugethier. Dabei ist aber wohl zu beachten, dass die absoluten Werthe für Grösse und Gewicht des Gehirns der Bartenwale die aller andern Geschöpfe übertreffen. Auch an Tiefe und Reichthum der in sagittaler Richtung angeordneten Windungen ragt das Cetaceenhirn über die meisten andern hervor.

Auf die Frage nach der Phylogenese der Cetaceen (Abkömmlinge der Ungulaten oder Carnivoren?) glaubt Guldberg, auf Grund der Hirn-Anatomie, keine bestimmte Antwort geben zu können. (Vergl. hierüber die schöne Arbeit von M. Weber, Studien über Säugethiere, ein Beitrag zur Frage nach dem Ursprung der Cetaceen.)

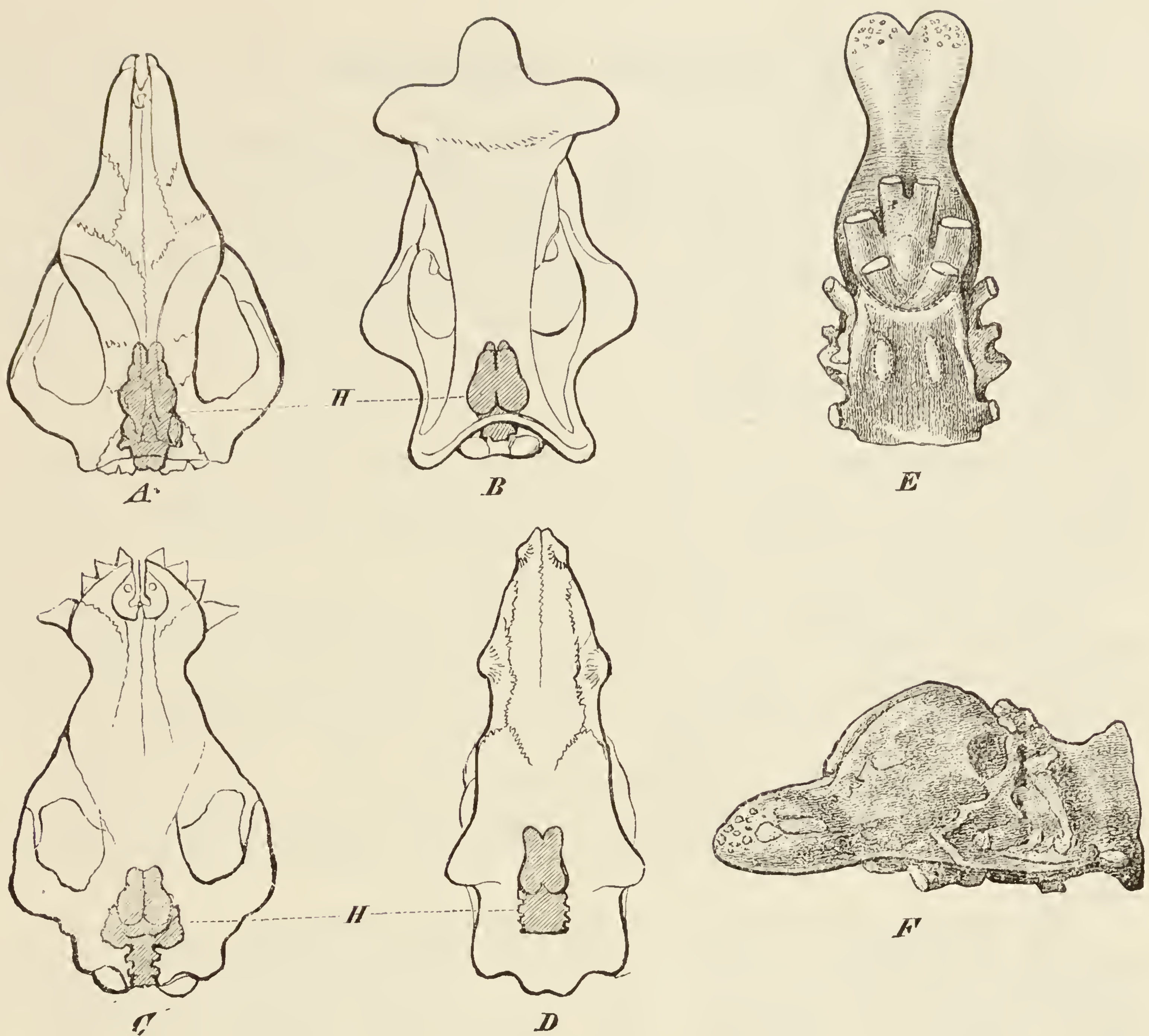


Fig. 256. Steinkerne von Gehirnen eocäner Säugethiere, nach Marsh.

A, B, C, D Schädel mit eingezeichnetem Gehirn von
- A: Tillotherium fodiens
- B: Brontotherium ingens
- C: Coryphodon hamatus
- D: Dinoceras mirabile

E und F ventrale und seitliche Ansicht des Gehirnes von Dinoceras mirabile.

Was die systematische Stellung jener eocänen Säugethiere betrifft, so ist dieselbe noch nicht recht klar; ja es scheint, dass sich dieselben in die heute lebenden Säuger überhaupt nicht ohne Weiteres einreihen lassen. So gleicht z. B. der Schädel des Tillotherium fodiens demjenigen eines Bären, auch war jenes Thier plantigrad; dabei besitzt es aber Schneidezähne wie ein Nager.

Von gigantischer Grösse waren die Brontotheridae und Dinocerata. Die ersteren bilden eine besondere, scharf abgegrenzte Familie der Perissodactyli und ihr, höchst wahrscheinlich einst mit einem kurzen Rüssel versehener, Kopf erinnert in seinem Bau an den der Rhinoceronten. Auch Coryphodon hat Manches mit den Perissodactyli gemein, Hand und Fuss waren aber fünfzehig. Die Dinocerata endlich erinnern einerseits an Rhinoceros, andrerseits an Equus.

II. Peripheres Nervensystem.

Das periphere Nervensystem vermittelt die physiologische Verbindung der Peripherie des Körpers mit dem centralen Nervensystem in centripetaler (**sensible Nerven**) und centrifugaler Richtung (**motorische Nerven**). Sämmtliche Theile desselben, mögen sie aus Ganglien oder Nervenfasern gebildet sein, scheinen, wie oben schon erwähnt, als Sprossen oder Auswüchse des centralen Nervensystems zu entstehen und sind demgemäss in letzter Linie auf das äussere Keimblatt zurückzuführen. Das gesammte Nervensystem stellt somit nicht nur physiologisch, sondern auch morphologisch ein einheitliches Organ dar und die Verbindung der Nerven mit ihren Endorganen würde also, nach dem jetzigen Stande unsrer Kenntnisse wenigstens, als eine secundäre zu bezeichnen sein.

Man unterscheidet zwei Haupt-Gruppen von peripheren Nerven, **spinale** und **cerebrale**, d. h. solche, welche im Bereich des Rückenmarks, und solche, welche im Bereich des Gehirnes liegen. Erstere stellen leichter zu verstehende, sozusagen einfachere Bildungen dar und zeigen eine auf die dorsale und ventrale Seite des Rückenmarks gleichmässig vertheilte Anordnung, insofern man in jedem Körpersegment je ein oberes (dorsales) und unteres (ventrales) Paar unterscheiden kann. Jenes führt sensible, dieses motorische Fasern.

Bei den Gehirnnerven ist dieses regelmässige Verhalten nicht überall deutlich nachzuweisen, sondern zeigt sich häufig verwischt. Dass aber gleichwohl beide unter denselben genetischen Gesichtspunkt fallen, beweist der Umstand, dass hier wie dort schon in früher embryonaler Zeit an der dorsalen (lateralen) Seite des Neuralrohrs eine aus Zellen sich aufbauende continuirliche Längsleiste[1]) auftritt, welche sich später zu segmental angeordneten Ganglien differenzirt, während die intersegmental liegenden Abschnitte im Wachsthum zurückbleiben.

In diese Ganglienkette sprossen nun vom dorsalen Theil des Rückenmarks aus Nervenfasern (Axencylinder-Fortsätze der multipolaren Ganglienzellen) hinein, durchsetzen sie und treten jenseits von den Ganglien wieder hervor. Während nun demgemäss die dorsalen Nervenwurzeln erst secundär, d. h. nach Auftreten der zu einer Ganglienkette sich umgestaltenden Neuralleiste entstehen, sprossen die ventralen, welche ab origine aus Fasern bestehen, direkt aus dem Medullarrohr hervor und scheinen zugleich früher aufzutreten, als jene.

Wir haben also wohl im Auge zu behalten, dass im Bereich jedes dorsalen (sensiblen) Nerven, mag er dem Gehirn oder dem Rückenmark angehören, ursprünglich ein **Spinalganglion** liegt, während ein solches den ventralen Nerven gänzlich abgeht.

Im Allgemeinen gilt nun der Satz, dass sich beide Nervenwurzeln

1) Bei Selachier-Embryonen besteht jene Leiste jederseits aus zwei Abschnitten, einem vorderen und hinteren. Jener erstreckt sich vom Vorderende des Gehirns bis zur Anlage des N. trigeminus und steht auch zur Anlage der Zirbel in Beziehung. Der hintere Abschnitt verläuft vom Ursprung des N. glossopharyngeus caudalwärts (van Wyhe).

jenseits des Ganglions mit einander vereinigen, allein Vieles spricht dafür, dass die Vorfahren der heutigen Wirbelthiere getrennte dorsale und ventrale Nervenwurzeln besessen haben müssen.

Von jenem Vereinigungspunkt an theilt sich der gemeinsame Stamm wieder in einen dorsalen, ventralen und intestinalen Zweig. Ersterer geht zur Muskulatur und Haut des Rückens, der ventrale versorgt die seitlichen und ventralen Körperwände, der intestinale dagegen geht Verbindungen mit jenem Nervensystem ein, das wir oben als sympathisches bezeichnet haben.

1) Rückenmarksnerven.

Während das obere und untere Nervenpaar im Allgemeinen in einer und derselben Querebene liegen, findet bei Amphioxus, den Cyclostomen und den Selachiern insofern eine Abweichung von dieser Regel statt, als mit einer asymmetrischen Verschiebung der Urwirbel ein alternirendes Verhalten der Nervenaustritte zwischen rechts und links eintritt (Amphioxus) oder dass immer ein vorderes Paar mit einem hinteren abwechselt (Cyclostomen[1]) und Selachier). Auch bei Ganoiden trifft man seitliche Verschiebungen der Nervenwurzeln.

Bei Selachiern tritt die vordere Wurzel vor, die hintere hinter dem Intercalarstück durch die Wirbelsäule hindurch, doch kann die hintere Wurzel auch durch das Intercalarstück selbst und die vordere durch das eigentliche Bogenstück hindurchgehen (Heptanchus u. a.)

Bei Ganoiden beobachtet man kein alternirendes Verhalten der vorderen und hinteren Wurzeln, doch liegen dieselben auch nicht in einer Frontal-Ebene, sondern schief, von vorne links nach hinten rechts. (Vergl. Fig. 257.) So wenigstens bei Acipenser. Der Austritt der sensiblen Wurzel erfolgt bei Acipenser zwischen je zwei obern Bogen, derjenige der motorischen zwischen der hinteren Circumferenz je eines Bogens und dem anstossenden Intercalarstück.

Bei Teleostiern trifft man sehr verschiedene Arten des Nervenaustrittes. Entweder verlassen beide Wurzeln den Wirbelcanal durch eine gemeinsame, zwischen je zwei oberen Bogen oder in den Bogen selbst gelegene Oeffnung. Bei andern, wie z. B. bei Perca und Pleuronectes, besitzt jedes Bogenstück zwei getrennte, für den discreten Durchtritt der oberen und unteren Wurzel bestimmte Löcher oder tritt die vordere Wurzel durch den Bogen und die hintere durch die zwischen zwei Bogen ausgespannte fibröse Haut (Siluroiden und Cyprinoiden). Bei Esox, Salmo u. a. endlich kommen die beiden Wurzeln getrennt aus der eben genannten Membran hervor.

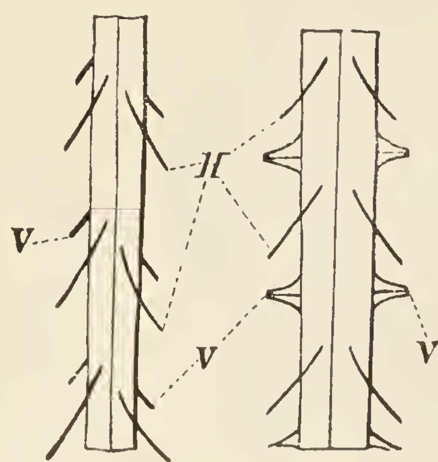


Fig. 257. Rückenmarks-Nerven von Acipenser ruth. (*A*) und Heptanchus (*B*). *H* Hintere (dorsale) und *V*, *V* vordere (ventrale) Wurzeln.

Ausnahmsweise können die Spinalganglien der Fische statt ausserhalb, wie es sonst die allgemeine Regel ist, noch innerhalb des Wirbel-Canales liegen.

Von den Amphibien an durch die ganze

1) Bei Petromyzonten vereinigt sich die sensible Wurzel mit der nächst hinteren motorischen.

übrige Wirbelthierreihe hindurch treten die Spinal-Nerven gewöhnlich jederseits durch eine zwischen je zwei oberen Bogen gelegene Oeffnung (Foramen transversarium) hinaus und nur in Ausnahmefällen werden die Wirbelbogen selbst perforirt. Bei ungeschwänzten Batrachiern (Rana z. B.) finden sich im Bereich der Spinalganglien kleine, lebhaft weisse Körperchen, die man früher als „Kalksäckchen" bezeichnet hat. Nach den Untersuchungen von Lenhossék bestehen dieselben aus Schläuchen mit einem schönen einschichtigen Epithel. — Lenhossék schlägt für diese, functionell noch ganz dunklen Gebilde den Namen periganglionäre Kalkdrüsen vor.

In ihrem ursprünglich indifferenten Verhalten haben wir uns die Spinal-Nerven so vorzustellen, dass sie sich in metamerer Anordnung und in gleichmässigem Entwicklungsgrad am Körper verbreiten. Dieses einfache Verhalten wird mit dem Auftreten von Extremitäten mehr oder weniger stark dahin modificirt, dass eine grössere Anzahl von Spinal-Nerven zu **Plexusbildungen** zusammentritt, die man ihrer Lage nach als **Plexus cervicalis, brachialis**[1]), **lumbalis** und **sacralis** bezeichnet. Die Zahl der sie componirenden Nerven, sowie die Stärke der letzteren steht gewöhnlich in gerader Proportion zur Entwicklung der Extremität.

Bei der Beantwortung der Frage nach den letzten Ursachen jener Plexusbildungen stehen sich zwei Ansichten schroff gegenüber. Die eine vertritt Gegenbaur, Fürbringer, Davidoff und Rosenberg, die andere Dohrn. Was nun zunächst die erstere betrifft, so fusst sie auf der Annahme einer Wanderung, d. h. einer Verschiebung des Extremitätengürtels während der Phylogenese und Ontogenese. Dabei wird die betreffende Gliedmaasse mit um so mehr Spinal-Nerven in Contact kommen, je weiter jene sich erstreckt. In Folge davon bildet sich z. B. bei Haien, Dipnoërn und Ganoiden ein langer, über zahlreiche Körpersegmente sich erstreckender Sammelnerv (N. collector), der mit den einzelnen Spinal-Nerven Anastomosen bildend, gewissermaassen die „Etappenstrasse" andeutet, die der Extremitäten- und hier speciell der Beckengürtel im Laufe der phylogenetischen Entwicklung zurückgelegt hat (v. Davidoff). In dem angeführten Beispiel (Fig. 258) vermögen wir noch Beziehungen zu entdecken zwischen weit nach vorne gelegenen Körpermetameren und der hinteren Extremität, in andern Fällen aber, wo seit der Wanderung der Extremität schon sehr lange Zeit verstrichen ist, wird der Connex mit den am meisten nach vorne gelegenen Spinalnerven all-

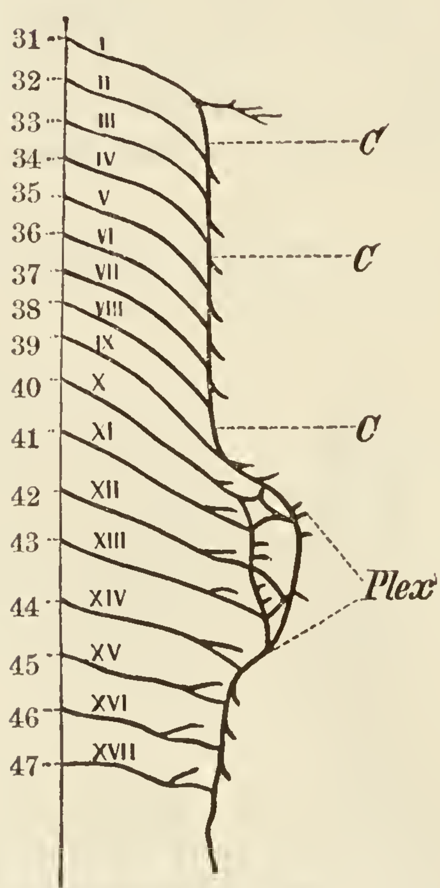


Fig. 258. Nervus collector von Acanthias vulgaris, nach Davidoff. 31—47 Zahl der metameren Spinalnerven. I—XVII Siebzehn Nerven, welche zu dem Nervus collector (*C*, *C*) in Beziehung treten und bei *Plex* zur Plexusbildung führen.

1) Von den niederen zu den höheren Säugern aufsteigend kann man eine successive Veränderung der in den Plexus brachialis eingehenden Nerven constatiren. So nehmen bei Ornithorhynchus z. B. noch der 4. Cervical- und der 2. Brustnerv daran Theil. Auch bei Marsupialiern, Bradypus u. a. betheiligt sich noch der 2. Brustnerv.

mälig aufgegeben, und der N. collector löst sich ab, während er mit seinem Hinterende in den Bereich der Spinalelemente eintritt (Scinke, Ophidier).

Dasselbe Verhalten, nur in umgekehrter Richtung erfolgend, werden wir auch in jenen Fällen gewahr, wo es sich um eine Vorwärtswanderung des Extremitätengürtels handelt, wie dies z. B. beim Beckengürtel verschiedener Thiergattungen und auch des Menschen vorkommt. Stets handelt es sich dabei um eine „metamerische Umbildung" der Plexus (Fürbringer) und zwar um eine Umbildung nach Stärke, Zahl und Lage der einzelnen Nerven.

Als Causalmoment dafür kommt in Betracht die auf die freie Extremität einwirkende Aussenwelt, und zwar machen sich deren Einflüsse zuerst geltend in den am weitesten distal gelegenen Theilen der Extremitäten, bis sie sich schliesslich auch auf die proximalen Abschnitte d. h. die Nervenwurzeln ausdehnen. Die Plexusbildungen sind es also, welche variable Grössen repräsentiren, während die Wirbelsäule von ihrer ersten Anlage an eine continuirliche Reihe darstellt, deren distales Ende wohl eine Abnahme von Elementen erleiden kann, während eine Ex- und Intercalation, oder gar eine Inter- oder Expolation von Wirbeln innerhalb der Reihe (v. Jhering) weder phylo- noch ontogenetisch zu beweisen ist (Fürbringer). (Vergl. darüber auch das Capitel über die Wirbelsäule.)

Von einer genauen Homologie der verschiedenen Plexusbildungen resp. der von ihnen versorgten Muskeln kann man also ihrer Inconstanz halber nur in jenen seltenen Fällen sprechen, wo die betreffenden Spinal-Nerven aus den gleich gezählten Intervertebrallöchern stammen. „In allen übrigen Fällen" — sagt Fürbringer mit Recht — „wo metamerische Umbildungen des Plexus in Frage kommen, wo also die versorgenden Nerven in verschiedener Stärke und aus ungleichen Intervertebrallöchern austreten, handelt es sich um die bestimmte Art der incompleten Homologie" („Imitatorische Homodynamie oder Parhomologie").

Was nun die von Dohrn vertretene Auffassung der Genese der Plexusbildungen betrifft, so steht sie im engsten Zusammenhang mit der früher schon erörterten Entstehung der Selachier-Flossen durch Zusammentritt einer Summe von Urwirbeln. Letztere mussten bei ihrem Eintritt in die primitive Flossenfalte selbstverständlich den zugehörigen Spinalnerv jedesmal mit in die sich bildende Flosse hineinziehen. Da nun die Flossen ursprünglich mit breiter Basis dem Körper aufsitzen, später aber an eben dieser Stelle eine Verschmälerung erfahren, so ist es klar, dass die Nerven, im Bestreben, alle nach den Flossenmuskeln zu gelangen, beim Passiren jener verschmälerten Partie Ansae und Plexus bilden müssen.

Alles in Allem erwogen muss ich gestehen, dass mir die zuletzt vorgetragene Auffassung die natürlichere und ungezwungenere zu sein scheint, allein ein endgültiges Urtheil hierüber abzugeben, erscheint bis jetzt nicht möglich. Vielleicht kommen dabei beide Momente, sowohl die Wanderung des Extremitäten-Gürtels, als auch die Entwicklungsgeschichte in dem eben dargelegten Sinne in Betracht.

Bei weitaus der grösseren Mehrzahl der Wirbelthiere sind an Stelle des ein sehr primitives Verhalten repräsentirenden N. collector **Ansa-Bildungen** getreten und darin spricht sich schon eine höhere Stufe, ein Fortschritt aus. Ansae finden sich übrigens in mannigfaltigster Art auch bei jenen Fischen, welche einen Collector besitzen,

also bei Haien, Dipnoërn und Ganoiden; sie stehen aber zu den Plexusbildungen der höheren Vertebraten dadurch im Gegensatz, als sie in der Extremität selbst liegen (Davidoff). (Eine Ausnahme machen nur die Dipnoi, wo der Plexus nach vorne davon liegt.)

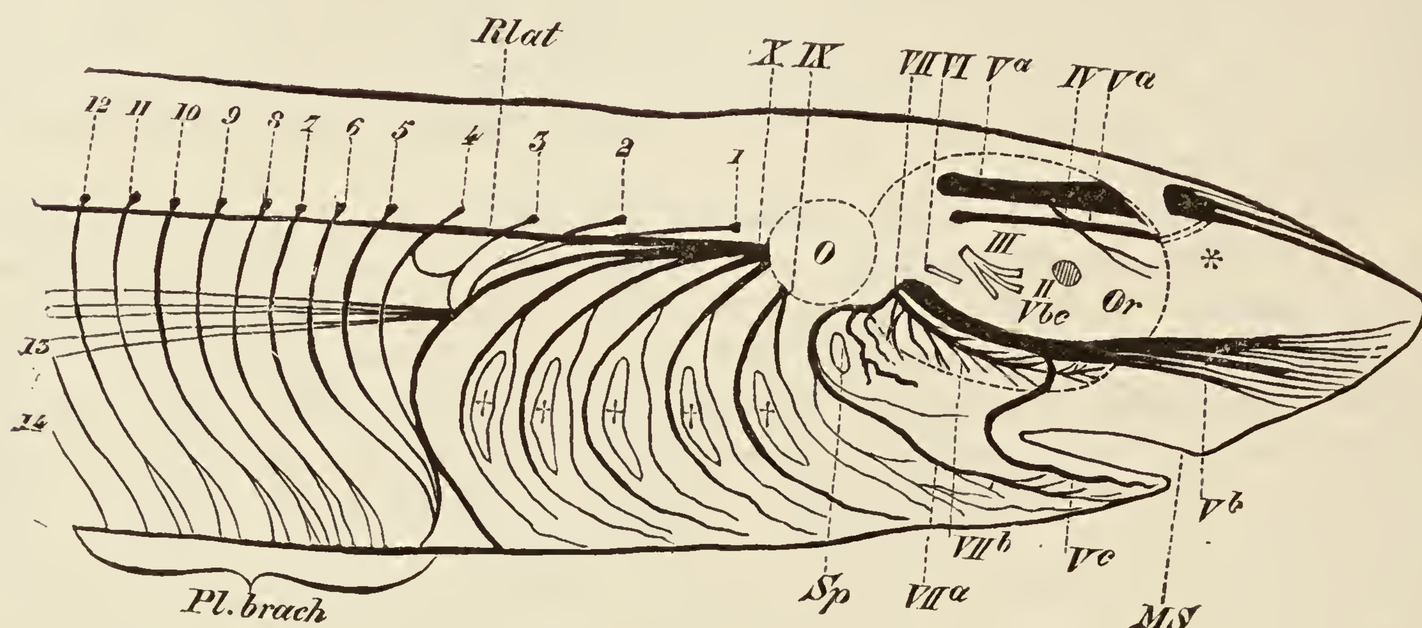


Fig. 259. Kopfnerven und Plexus axillaris von Scyllium canicula. *II* Opticus, *III* Oculomotorius, *IV* Trochlearis, *Va* Ramus superficialis, *Va* Ramus profundus des I. Trigeminus (beide anastomosiren bei * innerhalb der Nasenhöhle), *Vbc* R. maxillo-mandibularis, *Vb* R. maxillaris, *Vc* R. mandibularis, *VI* Abducens, *VII* Facialis, *VIIa* sein Ram. hyoideo-mandibularis, *VIIb* sein Ram. palatinus, *IX* Glossopharyngeus, *X* Vagus, *R lat* sein R lateralis, †††Kiemenspalten, 1—14 Die 14 ersten Spinalnerven, den Plexus brachialis (*Pl. brach*) bildend, *O* Ohrkapsel, *Sp* Spritzloch, *Or* Orbita, *MS* Mundspalte.

Zur Brustflosse der Selachier tritt stets eine beträchtliche Zahl von Nerven, so bei Spinax acanthias 11, bei Scyllium canicula 8. Dazu kommen aber auch noch Zweige der vorderen 5—6 Spinalnerven, welche in das Vagusgeflecht eingehen und zum Theil zur Schultermuskulatur treten.

Entsprechend der Ausdehnung der Brustflossen kann sich die Zahl der zu ihnen in Beziehung tretenden Nerven ausserordentlich, d. h. bis auf 40—46 vermehren (Raja clavata). Bei Acipenser kommen die 6 vordersten Spinalnerven, bei Polypterus der 2.—6. in Betracht und bei Dipnoërn (Protopterus) wird die Zahl auf 4 reducirt. Die zwei Hauptstränge stammen von dem noch intracraniell entspringenden Hypoglossus und diese erhalten einen Zuzug vom I. Spinalis und dem hintersten Zweig des Vagus.

Bei Teleostiern wird die Brustflosse gewöhnlich von den 3, seltener von den 4 ersten Spinalnerven versorgt (Siluroiden, Salmoniden u. a.). Auch in die Bauchflosse der Teleostier gehen nicht viel Nerven ein, eine um so grössere Zahl aber treffen wir dafür bei Selachiern (bis 17) und Ganoiden (bis 13). Der N. collector giebt hier den ersten Extremitäten-Nerv ab.

Jeder Nerv spaltet sich am Becken, beziehungsweise am Metapterygium angelangt, ähnlich wie dies auch an der Brustflosse beobachtet wird (Mustelus canis), in einen dorsalen und einen ventralen Zweig und aus diesen gehen dann die oben erwähnten, im Bereich der Flosse selbst liegenden Plexusbildungen hervor. In der Ansen-Bildung, wie sie bei Chimära vorkommt, ist schon eine Annäherung an die Plexusbildung der höheren Vertebraten zu sehen.

Die Nerven der Hinterextremität bei Knochenganoiden weisen

darauf hin, dass letztere in Rückbidung und Vorwärtswanderung nach dem Kopfe zu begriffen sind (Davidoff).

Von den Amphibien an durch die ganze Thierreihe hindurch tritt eine typische Gruppirung der Aeste des Plexus brachialis auf, die zuerst Fürbringer richtig erkannt und zum Ausgangspunkt seiner schönen Studien über die vergl. Anatomie der Schultermuskeln gemacht hat. Man unterscheidet nämlich 1) Nn. thoracici superiores, dem menschlichen N. dorsalis scapulae und N. thoracicus posterior s. lateralis entsprechend. 2) Nn. brachiales superiores, Homologa der menschlichen Nn. subscapulares, N. cutaneus brachii internus minor (mit Beschränkung), N. axillaris und radialis. 3) Nn. brachiales inferiores und Nn. thoracici inferiores, zu vergleichen den menschlichen N. thoracici s. pectorales anteriores, N. cutaneus brachii internus major s. medius, N. musculo-cutaneus, N. medianus und ulnaris (mit Beschränkung).

Bei Urodelen (Salamandra mac. und atra z. B.) constituirt der vordere Ast des III., IV. und V. Spinalnerven den Plexus brachialis. Weitaus den grössten Antheil daran hat der stark entwickelte, vierte Spinalnerv, mit dem die beiden andern Schlingen bilden und ein Geflecht erzeugen, aus dem 4 Zweige entspringen, für die Schultermuskulatur und die freie Extremität. Spinalis I und II, wovon der erste durch den Atlasbogen selbst hindurchtritt, bilden eine Schlinge und versorgen die Zungenmuskeln. Dasselbe thun auch die beiden ersten Spinalnerven der Tritonen, doch betheiligt sich auch hier der zweite (N. supracoracoideus) noch am Aufbau des Plexus axillaris, dessen Hauptconstituentien hier übrigens vom dritten und vierten Spinalis geliefert werden.

Der kräftigste aller aus dem Plexus brachialis entspringenden Nerven ist ein Homologon sämmtlicher Nerven des Menschen, welche die Beugeseite der oberen Extremität versorgen, also des Medianus,

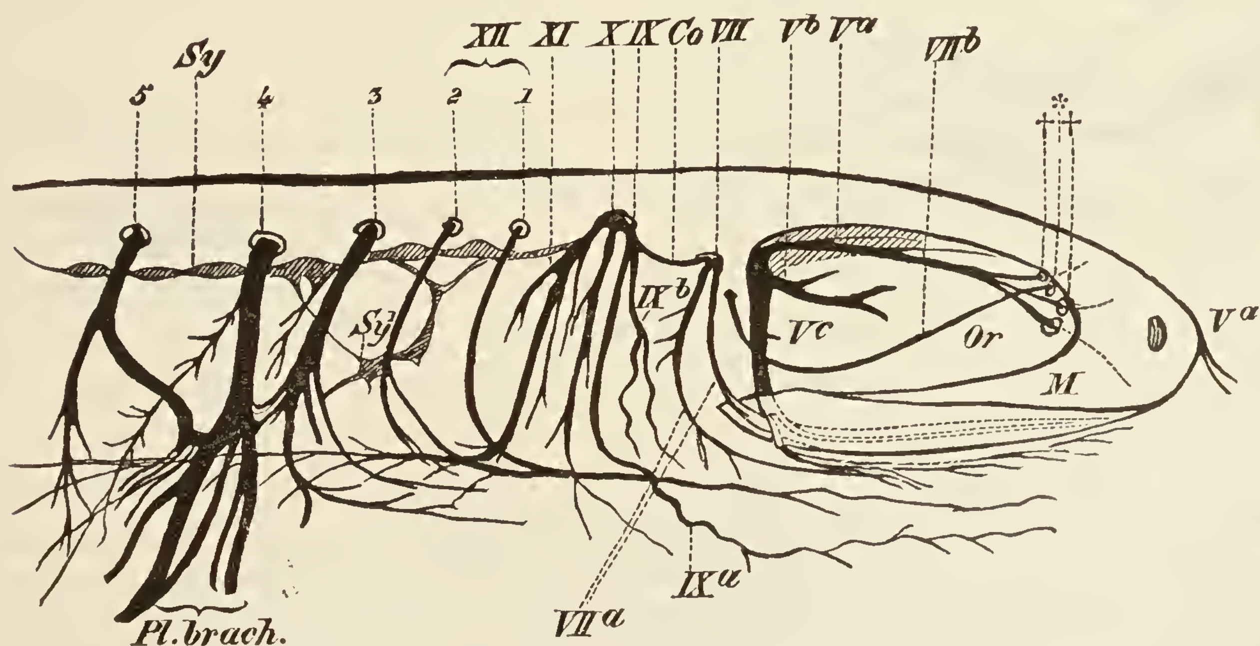


Fig. 260. Kopfnerven und Plexus axillaris von Salamandra atra. *Va* R. ophthalmicus, *Vb* R. maxillaris, *Vc* R. mandibularis Trigemini, †† Durchtritt des R. ophthalmicus in die Nasenhöhle, nach vorne zur Schnauze durchbrechend (*Va*), *VII* Facialis, *VIIa* sein R. hyoideo-mandibularis, *VIIb* sein R. palatinus, welcher bei * in die Nasenhöhle eintritt. *Co* Verbindungsschlinge zwischen Facialis und Glossopharyngeus (*IX*), *IXa* Zungenast des Glossopharyngeus, *IX* sein Schlundkopf-Ast, *X* Vagus, *XI* Accessorius Willisii, *XII* Hypoglossus (die zwei ersten Spinalnerven). 1—5 Die ersten 5 Spinalnerven, *Pl.brach.* Plexus brachialis, *Sy* Grenzstrang des Sympathicus, bei *Sy*¹ mit den Spinalnerven sich verbindend, *Or* Orbita, *M* Maxilla.

Ulnaris und Musculo-cutaneus. Ausserdem existiren noch zwei für die Strecker bestimmte Nerven, welche dem hohen und tiefen Ast des Radialis entsprechen.

Bei Anuren tritt der erste Spinal-Nerv nicht zwischen Os occipitale, laterale und dem ersten Wirbel, sondern zwischen diesem und dem zweiten Wirbel hervor; er wird deshalb richtiger als II. Spinalnerv und die folgenden als III., IV. etc. bezeichnet (Fürbringer). In den Plexus brachialis gehen Elemente aller der drei genannten Nerven, selten auch noch Elemente des fünften ein, doch ist die Betheiligung von Seiten des II. Spinalis eine variable und nur eine sehr geringe, während das Hauptcontingent vom dritten, als dem stärksten Nerven des ganzen Körpers geliefert wird. Die aus dem Plexus brachialis entspringenden Nerven stimmen mit denjenigen der Urodelen in den Hauptpunkten überein.

In den Plexus der Hinterextremität der Urodelen gehen 4 Spinalnerven ein, nämlich die zwei letzten lumbalen, der sacrale und der erste caudale. Die Betheiligung des ersten lumbalen Nerven ist häufig eine sehr geringe und kann da und dort wohl auch ganz fehlen. In andern Fällen kann er sehr stark sein, oder endlich ist der ganze Plexus in allen seinen Aesten von gleichmässiger Entwicklung. Durch Zusammenfluss des ersten lumbalen mit dem zweiten lumbalen Nerven entsteht ein Geflecht, woraus sich Nervenstämme entwickeln, die dem N. cruralis und obturatorius des Menschen entsprechen und die Extensoren und Adductoren versorgen.

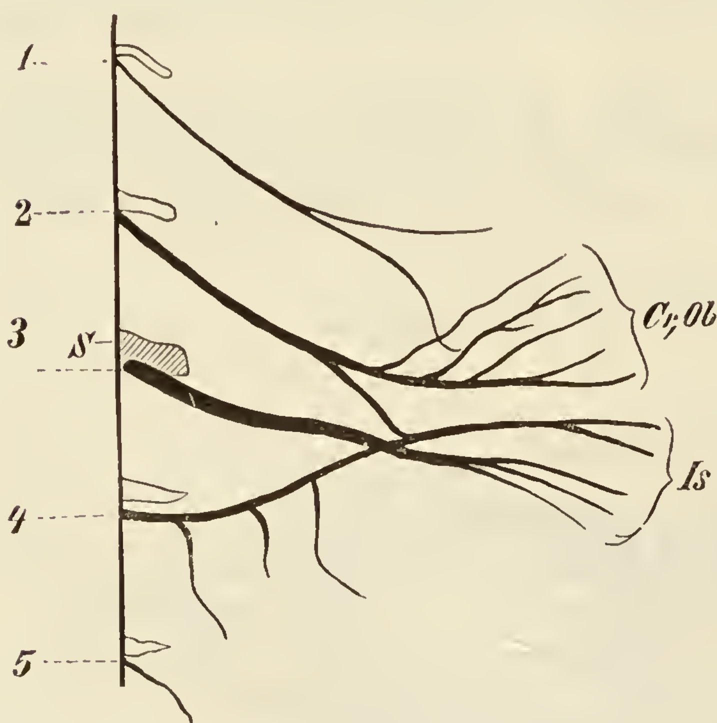


Fig. 261.

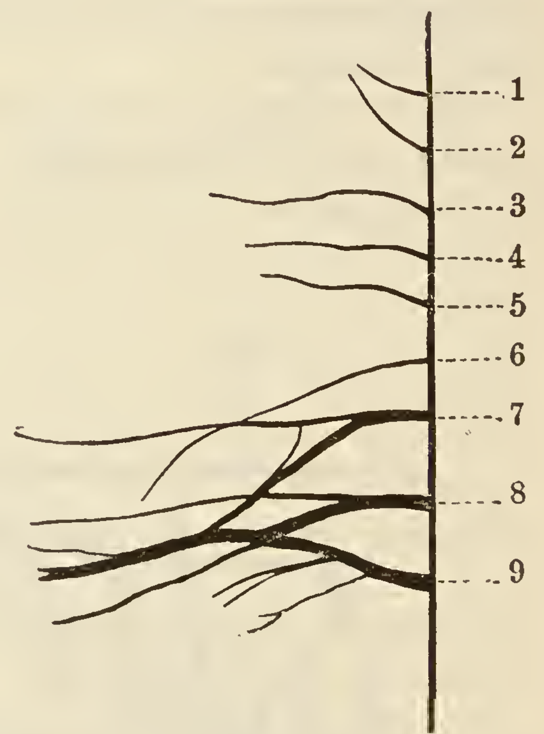


Fig. 262.

Fig. 261. Plexus lumbo-sacralis von Salamandra macul. 1 und 2 Die zwei letzten Nn. lumbales. 3 Der N. sacralis und 4 der erste N. caudalis. 5 Der zweite N. caudalis. *S* Sacralwirbel, *Cr*, *Ob* N. cruralis und N. obturatorius, *Is* N. ischiadicus.

Fig. 262. Plexus brachialis von Platydactylus guttatus. 1—9 Erster bis neunter Spinalnerv.

Der Sacral- und Caudalnerv, verstärkt durch einen Zuzug aus dem letzten Lumbalnerven, erzeugen den viel mächtigeren N. ischiadicus.

Varietäten in der Anordnung des Plexus sind häufig; doch erscheinen sie von untergeordneter Bedeutung.

Bei den Anuren componiren die 4 (Ramus) bis 5 (Bufo, Hyla)

letzten Spinalnerven den mächtigen Plexus sacralis, aus welchem nun bei Urodelen einerseits der Cruralis und Obturatorius, andrerseits der ungleich stärkere Ischiadicus hervorgeht. Letzterer theilt sich in einen N. peroneus und tibialis, auf deren Verbreitung hier aber nicht näher eingegangen werden kann.

Bei Reptilien erscheint der Plexus brachialis weiter nach hinten gerückt und die Anzahl der Halsnerven ist dementsprechend vermehrt. Die zwei ersten anastomosiren gewöhnlich mit dem Vagus und dem Hypoglossus. Bei Ascalaboten erzeugen vier Nerven (VI—IX) den Plexus brachialis. Die Hauptmasse liefert der achte Spinalnerv, den geringsten Antheil nimmt der sechste (Platydactylus guttatus) (Fig. 262).

Auch bei Anguis fragilis betheiligen sich vier und zwar sehr zarte Nerven am Aufbau des Plexus brachialis. Bei Lacerta agilis gehen sechs Nerven in dessen Zusammensetzung ein, jedoch ist die Verbindung des vordersten und hintersten nur durch ein haarfeines Fädchen repräsentirt. Chelonier besitzen entweder 3 (Trionyx) oder 4 (Testudo, Emys, Chelonia) Nerven in ihrem Plexus brachialis, und diese entsprechen wie bei Sauriern ebenfalls dem 6.—8.—9. Spinalnerven. Bei Crocodiliern finden wir den Schultergürtel um einen Wirbel weiter nach hinten gerückt, als bei Sauriern und Schildkröten, d. h. es sind 9 Halswirbel vorhanden und der Plexus brachialis besteht aus dem 7.—10. Spinalnerven. Der aus dem Plexus brachialis der Reptilien hervorgehende, für die freie Extremität bestimmte Hauptnerv ist der Medianus, welcher am Unterarm in einen R. ulnaris und radialis zerfällt.

Bei Ascalaboten gehen 5 Nerven in den Plexus sacrolumbalis ein, nämlich die 3 letzten lumbalen, ein sacraler und ein caudaler, aus dem vordersten Lumbalis entspringt, bevor noch eine Schlingenbildung mit dem nächst hinteren Lumbalnerven zu Stande kommt, der N. obturatorius; der Cruralis hingegen geht aus einer Verbindung beider hervor. Die Hauptmasse aber der beiden letzten Lumbalnerven, sowie der ganze Sacralis erzeugen, nachdem letzterer eine schwache Schlinge aus dem I. Caudalis (Pudendus) empfangen, den Plexus ischiadicus. Ganz ähnlich verhalten sich die Lacertilier, nur dass sich bei diesen auch noch der vierte praesacrale Nerv an der Bildung des Plexus betheiligt. An der Verbindungsstelle des ersten Caudalnerven mit dem Sacralis liegt eine gangliöse Anschwellung (Fig. 263).

Am Aufbau des Plexus brachialis der Vögel, welchen wir uns, unter gleichzeitiger Herausbildung einer sehr langen Halswirbelsäule, zugleich mit dem Schultergürtel weit nach rückwärts gewandert zu denken haben, betheiligen sich die drei letzten Halsnerven und der erste Brustnerv. Das Hauptcontingent wird von den zwei letzten Halsnerven geliefert. Principiell weicht dieser Plexus von demjenigen der Reptilien nicht ab.

Der Plexus lumbo-sacralis der Vögel besteht aus 7 Nerven. Der vorderste ist der Lumbalnerv, welcher sich mit dem ersten, zwischen den primären Sacralwirbeln hervorkommenden Sacralnerven verbindet und mit ihm den N. cruralis und obturatorius bildet. Der Plexus ischiadicus constituirt sich aus dem 2.—6. Sacralnerv.

Bei Ratiten setzt sich der Plexus cruralis aus 4—5, der N. obturatorius aus 3—4, und der Plexus ischiadicus endlich aus 6 (Rhea) bis 8 (Casuarius) Nervenstämmen zusammen. Der aus den letzteren

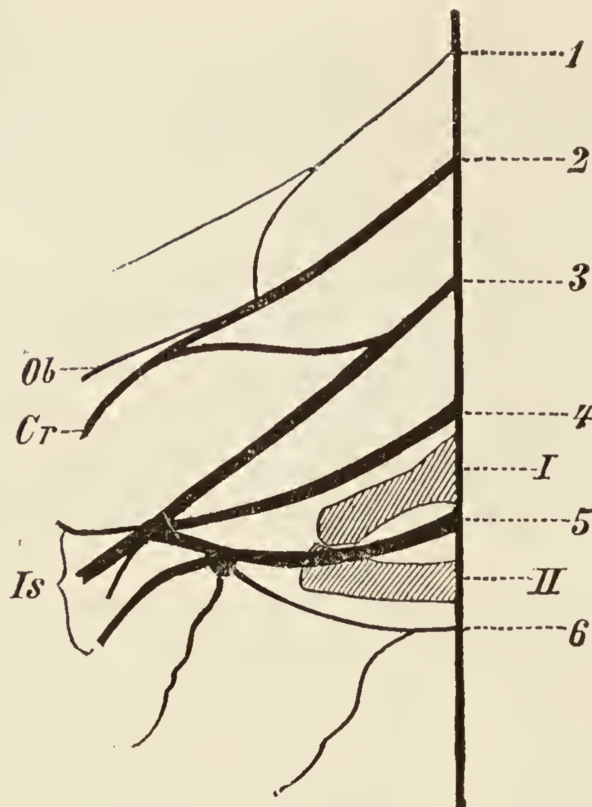


Fig. 263.

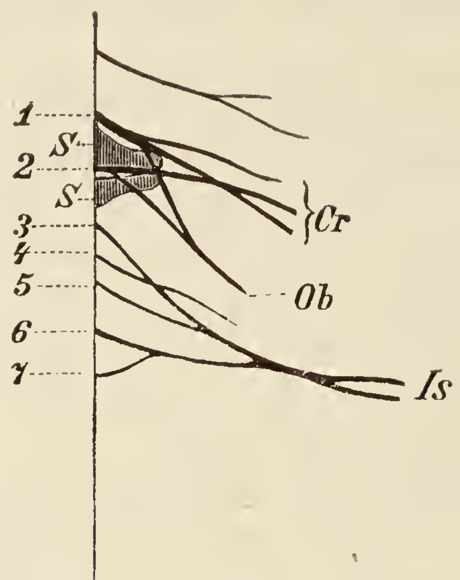


Fig. 264.

Fig. 263. Plexus lumbo-sacralis von Lacerta agilis. 1—4 Erster bis vierter Lumbalnerv, 5 Sacralnerv, 6 der erste Caudalnerv. *I*, *II* Die zwei Sacralwirbel, *Ob*, *Cr* Obturatorius und Cruralis, *Is* Ischiadicus.

Fig. 264. Plexus lumbo-sacralis der Amsel. 1 Letzter Lumbalnerv. 2 Erster (primärer), 3—7 die übrigen Sacralnerven. *Cr*, *Ob* Cruralis und Obturatorius, *Is* Ischiadicus.

gebildete N. ischiadicus stellt schon innerhalb des Beckens einen einheitlichen, compacten Nervenstrang dar. Am Unterschenkel angekommen, zerfällt dieser in drei Hauptzweige, die theils den Peronei, theils dem Tibialis posticus der Säuger entsprechen. Abgesehen von der grösseren Anzahl der in Betracht kommenden Nerven unterscheidet sich der Plexus lumbo-sacralis der Reptilien und noch mehr der der Vögel dadurch von demjenigen der Amphibien, dass es zu einer schärferen Differenzirung der Pars lumbalis und sacralis kommt; jeder von ihnen erlangt eine grössere Selbständigkeit.

Der Plexus brachialis der Säuger componirt sich in der Regel, wie bei den Reptilien, aus dem 6.—9. Spinalnerven, doch kann auch noch der fünfte und der zehnte, d. h. der zweite Dorsalnerv dazutreten. Bei Bradypus tridactylus, wo sich 8 Halsnerven finden, entsteht der Plexus brachialis aus dem 7.—12. Spinalnerven (Solger). Es handelt sich hier einerseits um eine Umwandlung von Brust- in Halswirbel, andrerseits um eine entsprechende Rückwärtswanderung des Plexus brachialis resp. Schultergürtels, analog den Vögeln.

Die aus dem Plexus brachialis hervorgehenden Hauptstämme sind der Medianus, Musculo-cutaneus, Ulnaris und Radialis.

Viel grössere Schwankungen als der Plexus brachialis zeigt die Zusammensetzung des Plexus lumbalis und sacralis. Während bei Monotremen und Marsupialiern ihrer geringen Kreuzwirbelzahl wegen der N. ischiadicus zum weitaus grössten Theil aus lumbalen Elementen und nur zum allerkleinsten Theil, nämlich nur mit einem Nerv, aus sacralen hervorgeht, beobachten wir gerade das Gegentheil bei Edentaten. Mit ziemlich gleichen Theilen aus sacralen und lumbalen Nerven sich aufbauend, tritt er uns bei Primaten entgegen. Hier besteht der gesammte Plexus sacralis und lumbalis

aus je 5 Nerven und in den N. ischiadicus treten Elemente ein aus dem 4. und 5. Lumbal-, dem 1.—2. und hie und da auch aus dem dritten Sacralnerven. Der Rest des Sacralgeflechtes bildet den Nervus pudendus und haemorrhoidalis[1]).

2) Gehirnnerven.

Wenn ich bei der Einleitung in das periphere Nervensystem bemerkte, dass Rückenmarks- und Gehirnnerven unter denselben genetischen Gesichtspunkt fallen, so hat dieser Satz nur insofern seine Geltung, als beide von jener aus Zellen sich aufbauenden Nervenleiste ihren ersten Ursprung datiren. Sehr früh schlagen dann beide eine gänzlich verschiedene Entwicklungsrichtung ein, so dass man nicht erwarten darf, sie ohne Weiteres auf einander zurückführen zu können.

Wie sich hierbei die Rückenmarksnerven verhalten, wurde schon oben gezeigt und es erübrigt jetzt auch die Gehirnnerven einer genaueren Prüfung zu unterwerfen. Dies geschieht zunächst am besten durch Herbeiziehung der Wachsthumsvorgänge, wie sie uns an Selachier-Embryonen[2]) noch in ursprünglicher Weise entgegentreten.

Ich bemerke jedoch im Voraus, dass eine vollständige Einigung der verschiedenen Arbeiter auf diesem schwierigen Gebiet bis jetzt nicht erzielt werden konnte, obgleich wir der Lösung der Frage, Dank den Arbeiten Balfour's, Milnes Marshall's, van Wyhes, Dohrn's, Froriep's und Beard's in den letzten Jahren wesentlich näher gerückt sind.

Dass bei allen hierauf gerichteten Untersuchungen die gesammte Anatomie des Wirbelthierkopfes, wie vor Allem die ihm zu Grunde liegenden Somiten, die Kiemenöffnungen, die einzelnen Skelettheile und die Sinnesorgane mit in den Kreis der Betrachtungen zu ziehen sind, ist selbstverständlich, aber ebenso selbstverständlich ist auch, dass in Folge davon die Schwierigkeit der Lösung jener Frage sich bedeutend steigern musste.

Abgesehen vom Amphioxus, der hierin ebenso wie in vielen andern Beziehungen eine Sonderstellung einnimmt und an seinem oralen Leibesende nur zwei Nervenpaare, ein ventrales und ein dorsales erkennen lässt, zeigen alle übrigen Vertebraten in dem ihren Hirnnerven zu Grunde liegenden Organisationsplan ein einheitliches Verhalten.

Man unterscheidet im Allgemeinen zwölf Hirnnerven-Paare, die von vorne nach hinten gezählt, folgende Namen haben: 1) Olfactorius (Riechnerv), 2) Opticus (Sehnerv), 3) Oculomotorius, 4) Trochlearis, 5) Abducens (3, 4 und 6 versorgen die Augenmuskeln), 6) Trigeminus, 7) Facialis, 8) Acusticus (Hörnerv), 9) Glossopharyngeus, 10) Vagus, 11) Accessorius Willisii, 12) Hypoglossus.

1) Nach Untersuchungen Pfitzner's unterliegt beim Menschen die Höhe des Ursprungs der Spinalnerven grossen, individuellen Schwankungen. Die unteren Brustnerven entspringen beim Neugeborenen durchweg bedeutend höher als beim Erwachsenen. Die Pars dorsalis des Rückenmarks zeigt jenseits der Geburt ein im Verhältniss zu den übrigen Abschnitten des Rückenmarks, sowie zu dem Wirbelcanal bedeutend gesteigertes Längenwachsthum.

2) In erster Linie handelt es sich dabei um Torpedo ocellata, weiter aber auch um Mustelus und Pristiurus.

Von allen diesen Hirnnerven nimmt der Opticus seiner ganzen Natur und Anlage nach (vergl. das specielle Capitel sowie die Anatomie des Sehorgans) eine Ausnahmestellung ein, so dass ich vorderhand von ihm ganz absehen will. Auch von den übrigen Hirnnerven zeigen nicht alle genau dieselben Entwicklungsverhältnisse, allein es erscheint doch auf Grundlage der schönen Untersuchungen von Beard nicht allzuschwierig, sie unter einem einheitlichen Gesichtspunkt aufzufassen.

Um einen klaren Einblick in die verwickelten Verhältnisse zu gewinnen, beginnt man am besten mit der Betrachtung des N. glossopharyngeus, da dieser Nerv den ursprünglichen Entwicklungsmodus am reinsten bewahrt zu haben scheint. Von ihm aus sind dann die übrigen Nerven leicht zu verstehen.

Kurz nachdem der Nerv (Fig. 265, *R.c*) aus der Nervenleiste hervorgesprosst ist, unterscheidet man an ihm einen sensiblen Ramus suprabranchialis (Beard) und einen motorischen (gemischten?) Ramus ventralis (Fig. 265, *Rsp*, *Rv*). Der erstere (Ramus dorsalis: Balfour, van Wyhe) legt sich weiter auswachsend mit seinem peripheren Ende oberhalb der in das Glossopharyngeus-Gebiet fallenden (ersten, ächten) Kiemenspalte an die Zellen des Ektoderms, welche dadurch eine Proliferation erfahren und mit dem Nerv zu einer Masse verschmelzen. Daraus differenzirt sich nun an der betreffenden Stelle einerseits ein primitives **Hautsinnesorgan** („branchial sense organ:“ Beard), andrerseits ein **Ganglion** (Fig. 265, *S*, *G*).

Indem sich nun das Sinnesorgan immer schärfer von den indifferenten Zellen des Ektoderms abhebt, prägt sich auch das Ganglion immer deutlicher aus, trennt sich von der Haut und rückt immer mehr in die Tiefe, d. h. ins mesodermale Gewebe hinein. Während dieses Vorganges bleibt es aber durch einen zarten Nervenstrang, welcher durch Abspaltung des das Sinnesorgan zusammensetzenden Zellencomplexes entsteht, mit jenem verbunden und der so sich herausbildende Nerv ist nun der Ramus suprabranchialis im engeren Sinne.

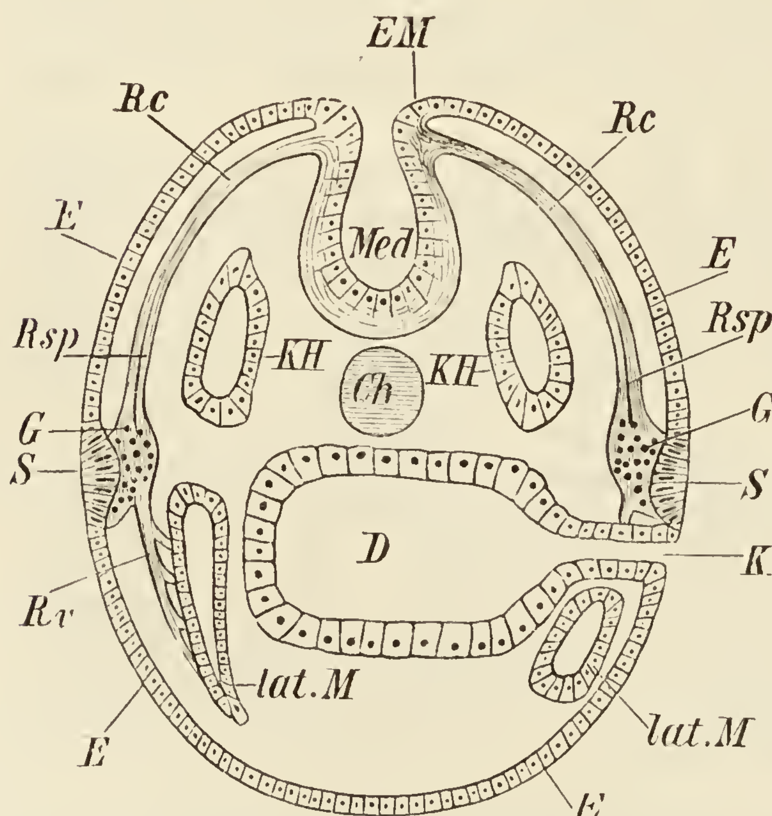


Fig. 265. Querschnitt durch den Kopf eines Selachier-Embryos, schematisch, nach Beard. *Ch* Chorda dorsalis, *EE* Ektoderm, welches sich bei *EM* in die Medullar-Rinne *Med* umschlägt, *Rc* der aus der Neuralleiste auswachsende Ramus communis, *Rsp* Ramus suprabranchialis, *Rv* Ramus ventralis, *G* das im Gebiet des Ramus suprabranchialis liegende Ganglion, welches sich eben von dem im Bereich des Ektoderms liegenden Sinnesorgan *S* differenzirt, *KH* Kopfhöhle, *lat. M.* Laterale Muskelplatten, *D* Darmhöhle, *K* Durchbrechende Kiemenöffnung.

Was nun den Ramus ventralis (Fig. 265, *Rv*) betrifft, so hat er mit jenem Ganglion gar nichts zu schaffen, sondern entsteht als ein directer Auswuchs aus der Neuralleiste. Er zerfällt wieder in drei Aeste, nämlich in einen vor und hinter der Kiemenspalte herabziehenden, d. h. in einen Ramus prae- und postbran-

chialis (Fig. 266, *pb*, *pob*) und dazu kommt noch ein pharyngealer Zweig[1]).

Damit ist das Grundschema eines jeden Hirnnerven, mit Ausnahme des N. opticus, gegeben, und wenn uns der Entwicklungsvorgang nicht überall in so deutlicher Weise entgegentritt und hie und da mehr oder weniger verwischt erscheint, so beruht dies einerseits auf der Abwesenheit von Kiemenspalten, andrerseits auf dem Zusammenfluss eines früher in mehreren Portionen angeordneten, rein segmental verlaufenden und später erst zu einem Hauptstamm verschmolzenen Nerven (Letzteres gilt z. B. für den Vagus).

Unter den zuerst namhaft gemachten Gesichtspunkt fällt der die ehemalige orale Kiemenspalte beherrschende Trigeminus (Ciliaris), der im Bereich des Spritzloches liegende Facialis und ebenso auch der Olfactorius und Acusticus. Letzterer Umstand erheischt das allergrösste Interesse, insofern Alles dafür spricht, dass an der Stelle des Geruchs- und Gehörorgans früher Kiemenöffnungen lagen, denn, wie die Entwicklung von Selachier-Embryonen beweist, geht der aussprossende Riech- und Hörnerv zu der betreffenden Stelle des Ektoderms genau dieselben Beziehungen ein, wie ich sie oben vom Glosso-pharyngeus geschildert habe. Kurz es kommt auch hier zur Anlage der für alle Hirnnerven specifischen branchialen Sinnesorgane[2]) (Fig. 266).

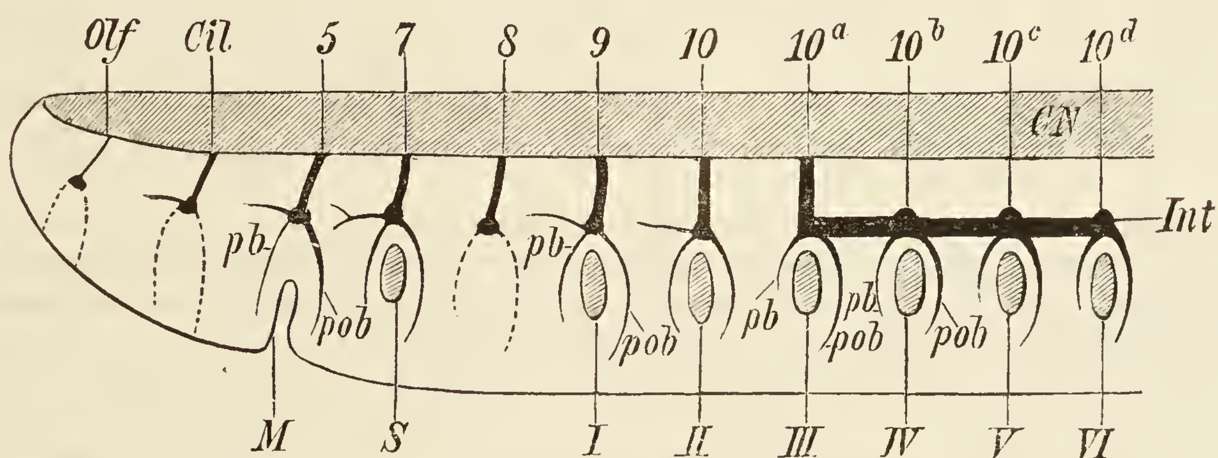


Fig. 266. Schematische Darstellung der Anlage der Gehirnnerven nach Beard. *CN* Centrales Nervensystem (Gehirn) *M* Mundöffnung, *S* Spritzloch, *I—VI* Erste bis sechste Kiemenspalte, *Olf* Olfactorius, *Cil* N. ciliaris mit Ganglion ciliare, 5 N. trigeminus mit Ganglion Gasseri, 7 N. facialis, 8 N. acusticus, 9 N. glossopharyngeus, 10, 10 *a—d* N. vagus, *Int* Ramus intestinalis des letzteren, *pb* Ramus praebranchialis, *pob* Ramus postbranchialis. Wo die beiden letztgenannten Zweige ontogenetisch nicht mehr auftreten, sind sie nur mit Punkten bezeichnet.

Ich werde bei der speciellen Beschreibung jener Sinnesorgane noch einmal darauf zurückkommen, will aber hier schon darauf aufmerksam machen, dass jene Ansicht von Seiten anderer Autoren (Dohrn, Blaue, Leydig, Marshall u. a.) bereits wichtige Stützen erhalten hat.

1) Die Entstehung dieser drei Aeste ist noch nicht in der wünschenswerthen Klarheit ersichtlich, wahrscheinlich aber bildet sich der R. praebranchialis ebenfalls durch Abspaltung vom Ektoderm, während der R. postbranchialis direct, zu den Seitenmuskeln sich begebend, aussprosst. Der R. pharyngeus entsteht wahrscheinlich auch aus dem Zelllager an der oberen Wand der Kiemenspalten

2) Dass der N. olfactorius und acusticus in ihrem übrigen Verhalten, z. B. durch den Mangel der beim Glossopharyngeus namhaft gemachten ventralen Aeste, von dem ursprünglichen Verhalten abweichen, kann im Hinblick auf den bei ihnen in Betracht kommenden Functionswechsel nicht auffallen.

Was nun die im Bereich des Trigeminus resp. des einen zu ihm gehörigen Suprabranchial-Astes, des Ciliaris (N. ophthalmicus profundus) und des Facialis liegenden Ganglien (Ganglion Gasseri, ciliare, geniculi) betrifft, so zeigen sie bezüglich ihrer Beziehungen zum Ektoderm (Verschmelzung, Bildung von Hautsinnes-Organen etc). von dem oben geschilderten Verhalten keine Abweichungen und fallen somit ebenfalls unter den Begriff von primitiven Sinnesorganen des Kiemenapparates[1]).

Aus Obigem geht hervor, dass diese Sinnesapparate ursprünglich stets auf die kiementragende Region des Körpers beschränkt sind und sich erst später über den Rumpf ausdehnen. Da sie sich nun stets zuerst im Bereich der Kiemenspalten anlegen, da sie also für letztere geradezu specifisch sind, so wird es sich fragen, worin ihre ursprüngliche Bedeutung liegt. Dies ist schwierig zu beantworten, und die von Beard gegebene Erklärung, wonach jene Organe dazu bestimmt gewesen wären, eine die Kiemenspalten bedrohende Gefahr wahrzunehmen und jene zum Schlusse zu veranlassen, erhebt sich selbstverständlich nicht über den Boden der Hypothese.

Die von mir im Vorstehenden absichtlich in eingehender Weise geschilderten Vorgänge, welche sich bei der Entwicklung der Hirnnerven abspielen, beschränken sich nun nicht etwa nur auf die Selachier, sondern sind bereits auch an Teleostiern, Amphibien, Vögeln und Säugern bestätigt.

So hat sie A. Froriep im Facialis-, Glossopharyngeus- und Vagus-Gebiet[2]) bei 8—10 Millim. langen Schafs- und Rindsembryonen nachgewiesen, bevor die Beard'sche Arbeit publicirt war. Die hier sich findenden Anlagen von Sinnesorganen kommen aber im Ge-

1) Dass der Facialis, ganz abgesehen vom Acustius, ursprünglich aus zwei Segmentalnerven bestand, darauf weist erstens die von Dohrn wahrscheinlich gemachte primitive Doppelnatur des Hyoids und zweitens der zugehörige doppelte Suprabranchial-Ast, wovon der eine (obere) die Portio facialis des Ophthalmicus superficialis und der andere (untere) den Ramus buccalis darstellt. Beide nehmen im Gegensatz zu dem dorsal gerichteten R. suprabranchialis des IX und X ihre Richtung nach vorne.

In der ersten Anlage ist der Ursprung des Facialis und Acusticus je ein getrennter, der Zusammenfluss erfolgt später.

In der ersten Vagus-Anlage konnte Beard, so wenig, wie vor ihm van Wyhe, eine Segmentation erkennen. Der Ramus intestinalis Vagi entstammt dem R. postbranchialis des letzten wahren Kiemenbogens; er muss aber auch noch postbranchiale Zweige enthalten, die für Kiemenspalten bestimmt waren, die einst hinter den heute noch sich anlegenden vorhanden gewesen sein müssen. Von jenen abortiven Kiemenspalten finden sich in embryonaler Zeit noch Spuren (z. B. bei Torpedo). Im Bereich des vordersten Vagus-Astes und zwar im Bezirk der zweiten Kiemenspalte entsteht ein besonderes Ganglion, während bei den drei hinteren Aesten nur eine einzige, zusammenhängende Ganglienmasse existirt Fig. 266. Während sich die betreffenden Ganglien von dem proliferirenden verdickten Hautepithel differenziren, wächst letzteres an der Seite das Rumpfes nach hinten aus und stellt so die erste Anlage der **Seitenlinie** dar. Beard stimmt hierin mit van Wyhe und Hoffmann und bezüglich der weiteren Entwicklungsvorgänge mit Götte und Semper überein. Es handelt sich also um eine active Streckung der Seitenlinie selber, welche sich aus Neuroepithelien componirt und die tiefere Portion derselben wird, faserig auswachsend, gleichzeitig zu dem sogenannten **Seitennerv**. Dem gemäss ist ein actives Auswachsen des Vagusstammes selber auszuschliessen und die Seitenlinie besteht aus den Suprabranchial-Aesten von mindestens vier Segmentalnerven des Vagus-Gebietes. Die Seitenlinie liegt eben nach Beard an einer Körperstelle, wo potentia Kiemenspalten denkbar sind. (Vergl. auch Dohrn, das Princip des Functionswechsels).

2) Es unterliegt kaum einem Zweifel, dass sich bei erneuter Untersuchung jene Organe auch bei Säugern im Bereich des Ganglion Gasseri und ciliare werden nachweisen lassen.

gensatz zu denjenigen der wasserbewohnenden Anamnia nicht zu definitiver Entwicklung, gehören aber trotzdem unzweifelhaft mit ihnen in eine und dieselbe Gruppe („Seitenorgane"). Der Vagus entsteht nach A. Froriep durch Vereinigung einer Anzahl segmentaler Visceralbogen-Nerven, welche nach Art dorsaler Wurzeln aus der Medulla oblongata aussprossen. Die Reduction des Nervencomplexes beginnt am Rumpfende desselben und schreitet oralwärts fort. Bei dieser Rückbildung verschmelzen die ursprünglich getrennten Anlagen der Ganglien untereinander zu einer Masse (Ganglion nodosum).

Es erübrigt noch, auf die Entwicklung und morphologische Bedeutung der **Augenmuskelnerven**, des **Hypoglossus** und **Accessorius Willisii** etwas einzugehen.

Die ersteren betreffend, so tritt der N. oculomotorius zum ersten, der N. trochlearis zum zweiten und der N. abducens zum dritten Kopfsomiten, resp. zu deren Derivaten in Beziehung. Alle besitzen den Charakter von ventralen Zweigen und scheinen zu dem Trigeminusgebiet in einem engen Verhältnisse zu stehen. Genauere Angaben hierüber zu machen, ist unmöglich und dies beruht in erster Linie auf den dürftigen und durchaus ungenügenden Kenntnissen, die wir bis jetzt von der Urgeschichte des Sehorgans der Vertebraten besitzen.

Was den N. hypoglossus anbelangt, so ist er ab origine ein ächter segmentaler Kopfnerv. Er hat mit dem Vagus durchaus nichts zu schaffen, stellt also nicht, wie man früher annehmen zu müssen glaubte, die motorische (ventrale) Wurzel des letzteren dar (Froriep, Dohrn, Beard). Der Hypoglossus entspricht vielmehr den vorderen (ventralen) Wurzeln der drei ersten ächten Spinalnerven; die dazu gehörigen dorsalen Wurzeln, in deren Bereiche sich (z. B. bei Säugethieren) auch noch Ganglien entwickeln, gehen zusammt den letzteren nach kurzem Bestand noch während der Foetalperiode zu Grunde.

Auch der Accessorius Willisii ist ein ächter Rückenmarksnerv, doch fehlen über seine Entwicklungsgeschichte genauere Nachrichten.

Von jenen Ganglien des Hypoglossus entwickelt sich bei Schafs- und Rindsembryonen nur noch das hinterste in deutlicher Ausprägung, das zweite macht schon bei seiner Anlage einen sehr rudimentären Eindruck und im Bereich der vordersten dorsalen Wurzel, die selbst auch schon rudimentär erscheint, legt sich überhaupt kein Ganglion mehr an (Froriep)[1].

Jene Ganglien im Hypoglossusgebiete liegen von Anfang an central, entsprechen also den ächten Spinalganglien und dürfen mit jenen peripheren Vagus- (etc.) -Ganglien nicht in Parallele gestellt werden; auch rücken sie nicht zu einer Masse zusammen, sondern abortiren als isolirte, abgeschlossene Zellengruppen.

Bevor man über die Natur und morphologische Bedeutung der Augenmuskelnerven ins Klare gekommen ist, lässt sich auch über die Segmentation des Wirbelthierschädels nicht das letzte Wort spre-

---

1) Bei Embryonen von Wiederkäuern sind im Occipital-Gebiet drei Muskelsegmente und vier Wirbelaequivalente, bei Hühnerembryonen vier Muskelplatten und fünf Wirbelrudimente zu unterscheiden. Bei letzteren finden sich in diesem Gebiet nur zwei ventrale Hypoglossus-Elemente, ohne Spur von dorsalen Wurzeln (Froriep).

chen. So hat auch die von Beard (vergl. Fig. 266) versuchte Aufstellung von elf Kopfsegmenten bis jetzt nur einen relativen Werth und dasselbe gilt für das von mir angefertigte Schema auf Figur 75.

NERVUS OLFACTORIUS.

Die Beziehungen dieses Nerven zu den einen Hirntheil darstellenden Lobi olfactorii, sowie diese selbst haben wir schon bei der Lehre vom Gehirn kennen gelernt, so dass ich auf das dort Mitgetheilte verweisen kann.

Der Olfactorius aller Wirbelthiere nimmt dadurch eine Ausnahmestellung unter den übrigen Hirnnerven ein, dass er aus blassen, marklosen Nervenfasern mit anscheinend structurloser, kernführender Scheide besteht.[1]). Sein Ursprung, mag nun derselbe aus einem deutlich ausgeprägten Lobus olfactorius oder aus dem diesen entwickelnden Hirntheil erfolgen, ist häufig, wenn nicht stets, mehrwurzelig, so z. B. bei den meisten Teleostiern, wo die embryonale Anlage des Olfactorius geradezu monströs ist, bei gewissen Amphibien (Gymnophionen, Anuren), Reptilien (Cheloniern) und Säugern. Während aber die verschiedenen anfangs wohl von einander getrennten Nervenstränge der Teleostier und Säuger in der Regel sich bald enger an einander legen, um zu einem Stamme zu verschmelzen, kommen sie bei manchen Amphibien, wie z. B. bei Pipa dorsigera, erst kurz vor ihrem Eintritt in die Riechkapsel zur Vereinigung, ein Verhalten, das wir bei Gymnophionen (Epicrium glutinosum) insofern noch weiter ausgebildet finden, als hier das schwächere dorsale und das ungleich stärkere ventrale Paar vollständig getrennt bleiben und durch besondere, weit von einander entfernte Oeffnungen das Ethmoid durchbohren (Wiedersheim).

Eine Erklärung hierfür zu geben, fällt schwer; es ist aber nicht unmöglich, dass das eine der beiden Paare, und zwar das dorsale, erst durch secundäre Wachsthumsvorgänge entstanden zu denken ist. Dafür sprechen erstens gewisse Befunde bei Anurenlarven (Götte) und zweitens entspricht der bei den Urodelen stets einfache Olfactorius in allen seinen Beziehungen zum Vorderhirn entschieden dem unteren Zweige des Riechnerven bei Anuren und Gymnophionen.

Bei allen Amphibien zerfällt der Olfactorius sofort nach seinem Eintritte in die Nasenhöhle in einen Ramus dorsalis und ventralis; ersterer verbreitet sich am Dach, letzterer am Boden des Cavum nasale.

Bei manchen Fischen und auch bei Derotremen (Menopoma) verlässt der Olfactorius, in mehrere kurze Stränge aufgelöst, das Cavum cranii durch eine fibröse Siebmembran (Teleostier), oder bildet letztere Septa (Plagiostomen), zwischen welchen der Nerv hindurchtritt. (Vergl. das Geruchs-Organ).

---

1) Kölliker hat nachgewiesen, dass die Entwicklung des menschlichen Riechnerven dadurch von der der übrigen Hirnnerven abweicht, dass er nicht als eine Summe von kernlosen Axencylindern, sondern in Form von kernhaltigen Bündeln aus dem Lobus olfactorius auswächst. Jene Bündel gehen aus einem Netz sternförmiger Zellen des Lobus hervor und die Kerne in den Bündeln sind identisch mit den Kernen der Nervenzellen. Die „Tractus“ und „Radices“ des menschlichen Riechnerven — und dieser Satz lässt sich wohl auch noch weiter ausdehnen — sind secundär auftretende Commissuren-Systeme, die die Bulbi olfactorii mit entfernteren Hirntheilen und z. Th. wohl auch untereinander verbinden.

Bei den meisten Teleostiern, wo die Schädelhöhle nicht weit nach vorne sich erstreckt und an ihrer Stelle ein Septum interorbitale existirt, wird letzteres vom Olfactorius durchbohrt, wodurch letzterer in die Augenhöhle zu liegen kommt, um dann erst von hier aus, behufs Eintritts in die Riechkapsel, das vordere Stirnbein zu durchbohren.

Bei allen Amphibien, ausser Menopoma, ferner bei sämmtlichen Reptilien und Vögeln, endlich auch noch bei Monotremen existirt keine Lamina cribrosa, sondern der Riechnerv tritt mit seinem ganzen Stamme, also ungetheilt in die Nasenhöhle. Von den Marsupialiern an aufwärts findet sich dagegen stets eine solche und die aus dem Bulbus olfactorius entspringenden Fasern treten oft in mehreren Parallel-Reihen neben einander aus.

NERVUS OPTICUS.

Wie früher schon erwähnt, geht der Sehnerv aus dem Stiel jener Ausstülpung des primären Vorderhirns hervor, die man mit dem Namen der primitiven Augenblase bezeichnet. Er stellt also einen Hirntheil dar und lässt sich insofern mit keinem andern Nerven in Parallele stellen. Ob es nun trotzdem gelingen wird, ihn, auf Grund seiner Stammesgeschichte, als einen ursprünglich segmentalen Hirnnerven aufzufassen, müssen weitere Untersuchungen lehren. Auf seine Entwicklung, die von derjenigen der Netzhaut nicht zu trennen ist, wird bei der Anatomie des Sehorgans näher eingetreten werden.

Im Allgemeinen steht der Sehnerv in geradem Verhältniss zur Grösse der Augen. Ueber seine Lagebeziehungen zum Gehirn habe ich früher schon Mittheilung gemacht, und ich verweise deshalb auf die Schilderung des Zwischenhirns.

In den meisten Fällen kann man am Sehnerv drei mehr oder weniger scharf differenzirte Abschnitte unterscheiden, die man als Tractus, Chiasma und Nervus zu bezeichnen pflegt.

Ein Chiasma, d. h. eine, wenn auch nicht überall vollkommene (Menopoma) Durchkreuzung der beiden Sehnerven ist wohl stets vorhanden, wenn sie auch nicht überall an der Hirnbasis frei zu Tage liegt, sondern wie z. B. bei Myxinoiden, Dipnoi, und zum Theil auch bei Petromyzonten in die Hirnsubstanz tief eingesenkt sein und so ihre ursprüngliche centrale Lage bewahren kann.

Bei Fischen, Amphibien, Reptilien scheint die Durchkreuzung der Sehnervenfasern eine absolute zu sein, und wahrscheinlich trifft dieser Satz auch für die Säuger zu, wenn auch z. B. beim Menschen, Hund und Affen noch kein stricter Beweis hierfür erbracht ist[1]).

Bei Fischen ist der Opticus entweder cylindrisch oder stellt er, nach Entfernung seines Neurilemms, ein gefaltetes Band vor, das man auseinanderbreiten kann. Die Sehnervenkreuzung findet bei sämmtlichen Teleostiern der Art statt, dass der rechterseits entsprungene zum linken, der linkerseits entsprungene zum rechten Auge tritt. Es handelt sich dabei um eine einfache Uebereinanderlagerung der beiden Nerven und nur in seltenen Fällen (Harengus, Engraulis) tritt der

1) Die Annahme, dass die Kreuzung der Opticusfasern bei Vögeln eine absolute sei, wurde von H. Munk durch experimentelle Untersuchungen an Tauben widerlegt.

linke Opticus durch eine Spalte des rechten hindurch, ohne dass jedoch der geringste Austausch von Fasern stattfindet (Fig. 267).

Bei den meisten übrigen Fischen, den Dipnoërn, Amphibien und Säugern ist eine Durchkreuzung beider Sehnerven nicht so einfach nachzuweisen und auch die feinsten Hilfsmittel lassen oft im Stich, wenn es gilt, den strengen Nachweis einer totalen Durchkreuzung zu führen. Es beruht dies auf einer Verwachsung beider Tractus optici an der Basis cranii, und zwar schwankt diese Verwachsungsstelle, in deren Innerem ein Faseraustausch stattfindet, sehr bedeutend nach Form und Grösse. So ist sie oft nur auf eine zarte, die vordere Circumferenz verbindende Quer-Commissur beschränkt (Ganoiden, Dipnoër, manche Selachier und Urdelen), oder entwickelt sie sich zu einer ansehnlichen, ovalen oder viereckigen, mit eingebauchten Seiten versehenen Nervenplatte (Anuren, Chelonier, Crocodilier, Säuger).

Diejenigen, welche nur eine partielle Kreuzung annehmen, behaupten, dass die lateralwärts liegenden Fasern des Chiasmas zum Auge der eigenen, die central liegenden zu dem der entgegengesetzten Seite gehen, d. h. dass man nur im Centrum von einem eigentlichen Chiasma reden könne.

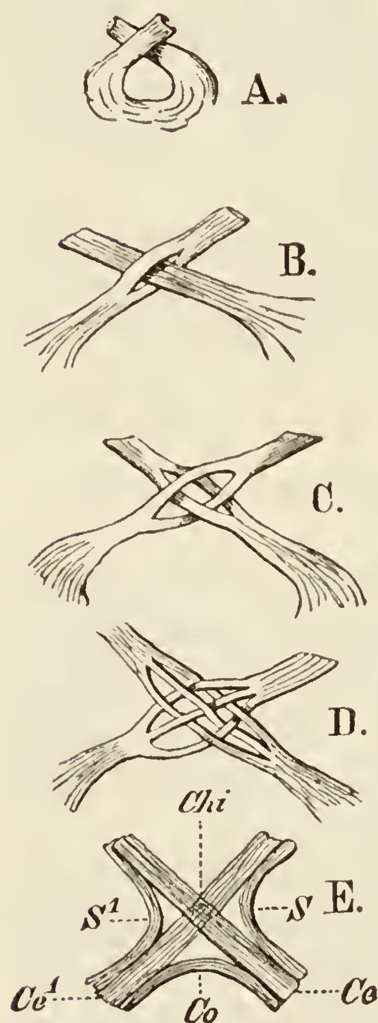


Fig. 267. Chiasma nervorum opticorum. Halbschematisch.
A. Von der grösseren Mehrzahl der Fische. *B.* Vom Häring. *C.* Von Lacerta agilis. *D.* Von einem Agamen. *E.* Von einem höheren Säuger, *Chi* Chiasma der central liegenden Nervenbündel *Ce*, *Ce*¹, *S*, *S*¹ Seitenfasern, *Co* Commissur.

Die oben erwähnte, bei manchen Teleostiern vorkommende Durchbohrung des einen Sehnerven von Seite des andern sehen wir bei Sauriern insofern weiter gediehen, als es hier zu einer gegenseitigen Durchflechtung der mehrfach gespaltenen Optici kommt. Von einer Mischung der Fasern ist keine Rede und man kann dieselben so gut von einander lösen, wie dies mit den Fasern einer Strohmatte oder den Weiden eines Korbgeflechtes der Fall ist. Diese Durchflechtung beider Sehnerven betrifft, je höher wir in der Wirbelthierreihe emporsteigen, immer feinere Bündel, das Geflecht wird somit immer zarter und zugleich dichter, bis endlich bei den höchsten Säugern jedes Nervenbündel nur noch zwei Nervenfasern enthält.

Der Sehnerv, der stets eine eigene Austrittsöffnung am Schädel besitzt, hat, ehe er sich zu dieser hinbegiebt, bei verschiedenen Thiergruppen einen sehr verschieden langen, intracraniellen Lauf, den kürzesten bei Säugern, den längsten bei Dipnoërn, Ganoiden und Selachiern.

Die Augenmuskelnerven.

Der **Oculomotorius**, welcher keinem über den Myxinoiden stehenden Wirbelthiere fehlt, entspringt in der Regel als ein kräftiger Nerv an der Ventralseite des Mittelhirns, liegt also, obgleich er sich ursprünglich dorsalwärts im Niveau der Neuralleiste entwickelt, später ganz wie ein ventraler Spinalnerv (Fig. 268, III).

Sein Durchtritt durch die Schädelhöhle erfolgt in der Regel selbständig.

Seine Beziehungen zum Ganglion ciliare, dessen kurze oder starke Wurzel er bildet, sind erst secundär erworben; ursprünglich hat er mit demselben nicht das mindeste zu schaffen. Ich werde übrigens auf diese Verhältnisse beim N. trigeminus noch einmal zurückkommen.

Das Innervationsschema des Oculomotorius ist überall dasselbe, d. h. er versorgt sämmtliche Augenmuskeln mit Ausnahme des Obliquus superior und des Rectus externus. Von diesen wird der erstere vom N. trochlearis, der letztere vom N. abducens versorgt. Jener entsteht dorsalwärts an der hinteren Circumferenz des Mittelhirns, und diese seine Lage, welche mit derjenigen eines sensiblen Spinalnerven übereinstimmt, behält er zeitlebens bei. Er führt ursprünglich offenbar sensible und motorische Fasern, was sein Verhalten bei Ganoiden (Lepidosteus), Selachiern und Anuren beweist; bei letzteren schickt er nämlich eine wechselnde Anzahl von Zweigen zur Conjunctiva, bei Selachiern dagegen einen Ast zum Endocranium, der seiner Endigung nach ebenfalls nur ein sensibler sein kann. Bei Urodelen kann er durch einen feinen Ast des R. ophthalmicus vom Trigeminus ersetzt sein (Salamandra atra).

Der **Trochlearis** (Fig. 268, *IV*), tritt entweder durch eine eigene Oeffnung durch den Schädel hinaus oder gemeinsam mit dem Trigeminus, mit dem er mannigfache Verbindungen eingehen kann, oder endlich mit dem Abducens. Ein etwa in seinen Bereich fallendes Ganglion ist bis jetzt noch nirgends nachgewiesen.

Der **Abducens** entspringt stets weit hinten am Boden der Medulla oblongata (Fig. 268, *VI*) und tritt entweder, wie bei der weitaus grössten Mehrzahl der Wirbelthiere, selbständig oder zusammen mit dem II. und III. Trigeminus direkt hinaus in die Augenhöhle, oder trifft er noch intracraniell auf das Gasser'sche Ganglion und verschmilzt mit ihm, um erst später wieder als scheinbarer Ast des Ramus I Trigemini seinen Zweck als Innervator des M. rectus externus zu erreichen (Anuren)[1]).

Die Dipnoër allein unter allen Vertebraten, von den Petromyzonten aufwärts, besitzen weder einen N. trochlearis noch abducens.

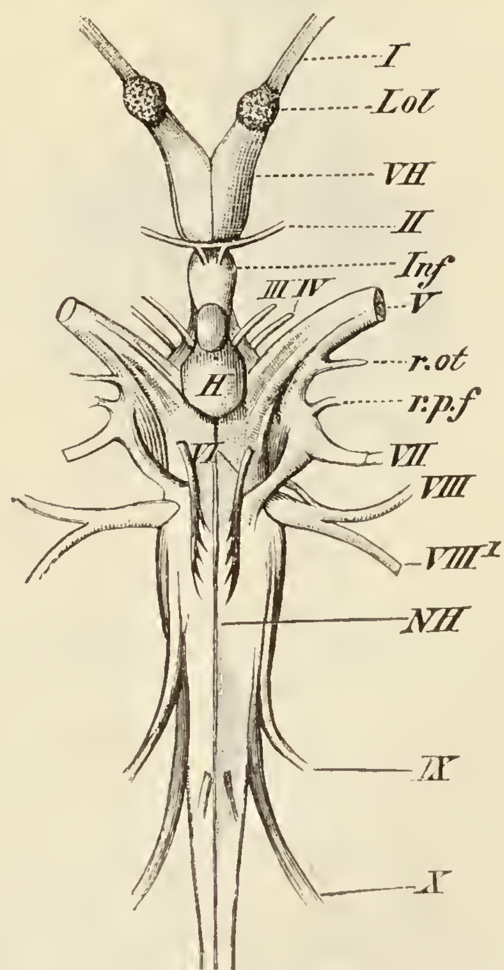


Fig. 268. Gehirn von Spatularia nach J. W. van Wyhe. Ventrale Seite. *I—IX* Die Gehirnnerven, wie sie im Text auf Grund der, der menschlichen Anatomie entlehnten Zahlen aufgeführt sind. *Lol* Lobus olfactorius, *VH* Vorder-, *NH* Nachhirn, *H* Hypophyse, *Inf* Infundibulum, *r.ot* Ramus oticus und *r.p.f* Ramus facialis, welche beide aus der Commissur zwischen *V* und *VII* entspringen.

1) Diese nahen Beziehungen des N. abducens zum N. trigeminus finden auch darin ihren Ausdruck, dass beide Nerven bei Petromyzonten einen gemeinsamen, centralen Ursprung besitzen (Ahlborn).

NERVUS TRIGEMINUS.

Dieser Nerv, welcher vorne, seitlich von der Medulla oblongata, beziehungsweise aus der Brücke entspringt (Fig. 268, *V*), ist neben dem Vagus der stärkste Gehirnnerv. Seinem Namen entsprechend zerfällt er jederseits in drei Hauptzweige, nämlich einen **R. ophthalmicus** (erster Ast), einen **R. maxillaris** (zweiter Ast) und einen **R. mandibularis** (dritter Ast). Der erstgenannte hat eine getrennte Anlage, während der zweite und dritte Ast ursprünglich nur einen einzigen, dem R. mandibularis entsprechenden Stamm darstellen, aus welchem der Ramus maxillaris im Lauf der Ontogenese erst secundär hervorsprosst.

Diese Doppelnatur des Trigeminus spricht sich bei manchen Thieren zeitlebens durch folgende zwei Punkte aus. Erstens entspringt er bei Cyclostomen und Ganoiden, wie z. B. bei Polypterus, und ebenso bei Dipnoërn und Crocodiliern (Fig. 269) mit einer deutlichen dorsalen und einer ventralen Wurzel und ferner kann jeder dieser primären zwei Hauptzweige den Schädel mit einer besonderen Oeffnung durchbohren (Selachier, Ganoiden, Gymnophionen, Vögel und manche Reptilien). Bei anderen, wie z. B. bei manchen Teleostiern, den meisten Amphibien und Reptilien erfolgt der Durchbruch nur durch eine einzige Oeffnung, oder finden sich deren gar drei (Säuger, Dipnoër, manche Reptilien).

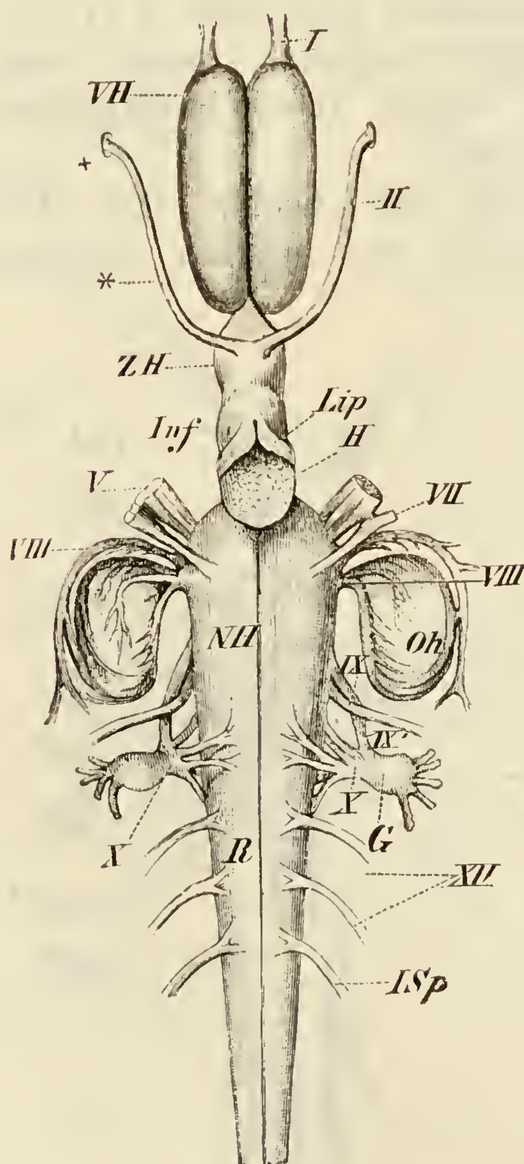


Fig. 269. Gehirn von Protopterus, ventrale Ansicht. *VH* Vorderhirn, *ZH* Zwischenhirn mit dem Infundibulum (*Inf*), welches die Hypophyse (*H*) mit lippigem Saum (*Lip*) umgreift, *NH* Nachhirn, *R* Rückenmark, *Oh* Ohrkapsel. *I* N. olfactorius, *II* Opticus, * sein intracranieller Verlauf, + seine Durchtrittsstelle durch die Schädelwand, *V* Trigeminus mit dem Facialis (*VII*) verbunden, *VIII* die beiden Acustici, *IX* die eine Wurzel des Glossopharyngeus, *IX'* die andere, welche sich mit dem Ganglion (*G*) verbindet, *XII* Hypophyse, *ISp* erster Spinalnerv.

Eine kürzere oder längere Strecke nach ihrem Ursprung aus dem Gehirn vereinigen sich die Trigeminuswurzeln entweder in einem einzigen grossen Ganglion (G. Gasseri) (Fig. 270, *G*), (Fig. 245 *B*) oder, was die Ausnahme bildet, existiren zwei getrennte Ganglien, je eines für den Ramus ophthalmicus und den Ramus maxillo-mandibularis (Anguis, Ophidier). Auch hierin liegt ein Hinweis auf die primären zwei Trigeminusäste.

Das Ganglion Gasseri kann intracraniell, oder in der Schädelwand oder endlich ausserhalb des Schädels in der Orbita liegen.

Ausser den genannten drei Trigeminusästen findet sich, und zwar besonders deutlich bei Selachiern, Ganoiden und Dipnoërn, noch ein zweiter in der Augenhöhle liegender Trigeminusast, so dass man, ihrer gegenseitigen Lage am

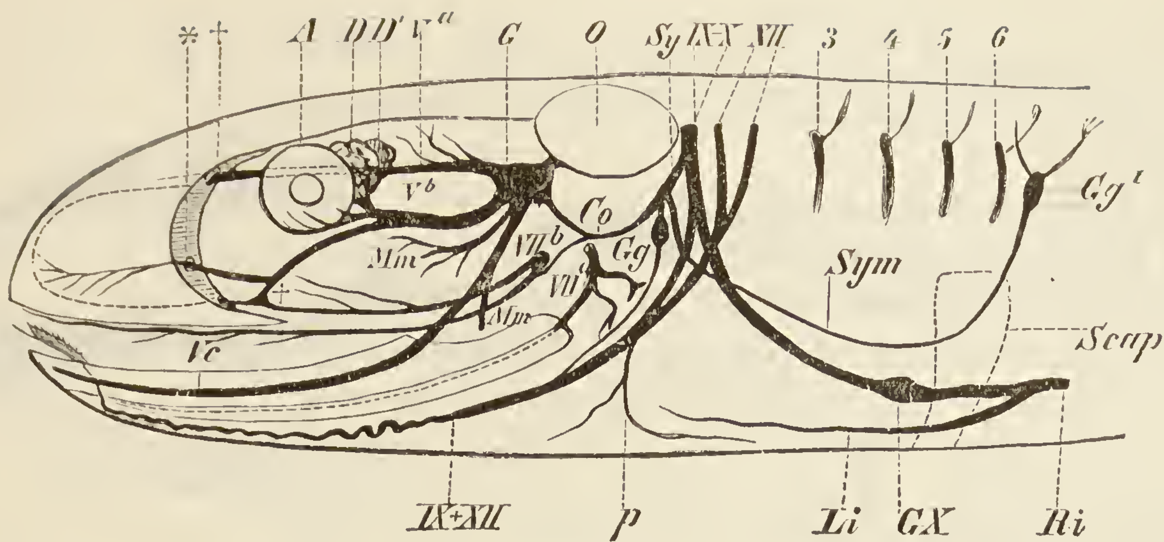


Fig. 270. Kopfnerven von Anguis fragilis. *G* Ganglion Gasseri, von dem die Trigeminusäste *Va*, *Vb* und *Vc* ausstrahlen; nach hinten davon liegt eine schlingenartige Commissur des Sympathicus (*Sy* und *Co*), welche den Trigeminus mit der Vagusgruppe (*IX*, *X*) in Verbindung setzt. Von dieser Commissur entspringt ein sympathisches Ganglion (*Gg*), sowie eine Verbindungsschlinge (*Sym*) zu dem sympathischen Ganglion *Gg*¹. *VIIa*, *VIIb* der Facialis durch zwei getrennte Oeffnungen durchbrechend, † Verbindung des Ramus palatinus des Facialis mit dem R. maxillaris Trigemini. * † Durchbruch des R. ophthalmicus Trig. in die Nasenhöhle. *Mm*, *Mm* Zweige des R. mandibularis zu den Kaumuskeln. *GX* Ganglion N. vagi, *Li* Laryngeus inferior, *Ri* R. intestinalis N. vagi, *XII* N. hypoglossus (die zwei ersten Spinalnerven, 3—6 die folgenden Spinalnerven, *O* Ohrkapsel, *Scap* Scapula, *A* Auge, *D*, *D* Thränendrüse und Harder'sche Drüse.

Dach der Orbita entsprechend, einen **Ramus ophthalmicus superficialis** und **profundus** und im Ganzen also vier Trigeminusäste unterscheiden kann (Fig. 272, V^a V^a).

In der Regel entspringen beide Ophthalmici mit getrennten Wurzeln vom Gehirn und verlassen auch den Schädel durch zwei besondere Oeffnungen. Dass der eine davon, nämlich der R. ophthalmicus profundus die dorsale Wurzel des Oculomotorius darstellt, ist sehr wahrscheinlich [1]).

Beide können die Hinterwand der Nasenhöhle perforiren und innerhalb des Cavum nasale schlingenartige Verbindungen miteinander eingehen. Später brechen sie nach vorne gegen die Schnauzengegend zu durch und versorgen die dortige Haut mit einer wechselnden Zahl von Nerven. Ausserdem verzweigen sich diese Nerven in der Haut der Stirngegend,

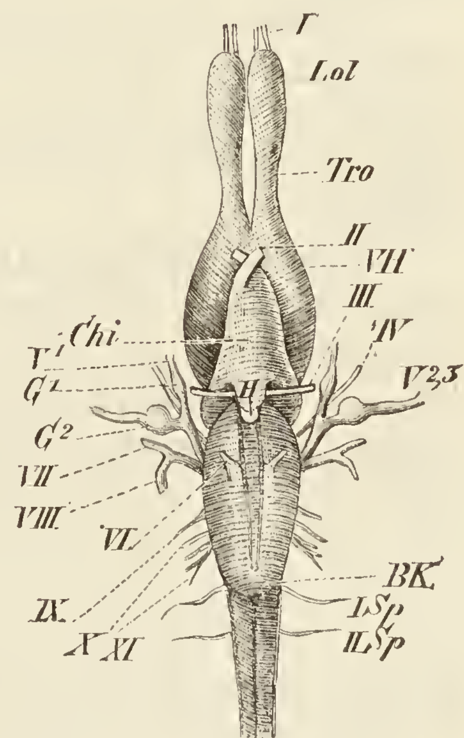


Fig. 271. Gehirn von Anguis fragilis, ventrale Ansicht. *VH* Vorderhirn, nach vorne in die Tractus olfactorii (*Tro*) und die Lobi olfactorii (*Lol*) sich verjüngend. *H* Hypophyse, *I* Olfactorius, *II* Opticus mit Chiasma (*Chi*), *III* Oculomotorius, *IV* Trochlearis, V^1 erster Ast des Trigeminus mit seinem eigenen Ganglion (G^1), V^2, ^{3} zweiter und dritter Ast des Trigeminus, aus einer gemeinsamen Wurzel resp. Ganglion entspringend. *VI* Abducens, *VII*, *VIII* Facialis und Acusticus, aus einem gemeinschaftlichen Stamme entstehend. *IX*, *X*, *XI* Glossopharyngeus, Vagus und Accessorius Will. *ISp*, *IISp* erster und zweiter Spinalnerv, *BK* Brückenkrümmung.

---

1) Der R. ophthalmicus superficialis kann nach J. W. van Wyhe ausser einer Portio Trigemini (P. minor) und einer Portio facialis (P. major) noch eine Portio Ophthalmici profundi, aus dem Ganglion ciliare entspringend, enthalten (Haifischembryonen, Polypterus, Lepidosteus).

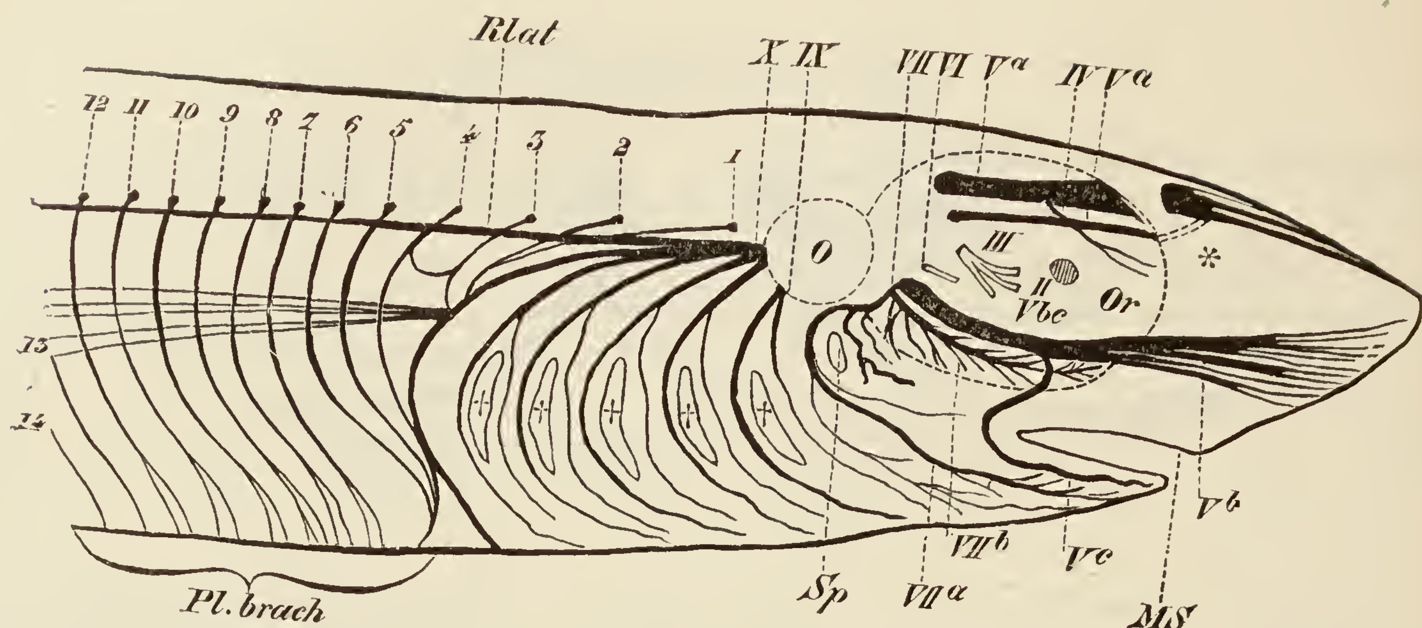


Fig. 272. Kopfnerven und Plexus axillaris von Scyllium canicula. *II* Opticus, *III* Oculomotorius, *IV* Trochlearis, *Va* Ramus superficialis, *Va* Ramus profundus des I. Trigeminus (beide anastomosiren bei * innerhalb der Nasenhöhle), *Vbc* R. maxillo-mandibularis, *Vb* R. maxillaris, *Vc* R. mandibularis, *VI* Abducens, *VII* Facialis, *VIIa* sein Ram. hyoideo-mandibularis, *VIIb* sein Ram. palatinus, *IX* Glossopharyngeus, *X* Vagus, *R lat* sein R lateralis, ††† Kiemenspalten, 1—14 Die 14 ersten Spinalnerven, den Plexus brachialis (*Pl. brach*) bildend, *O* Ohrkapsel, *Sp* Spritzloch, *Or* Orbita, *MS* Mundspalte.

an den häutigen Bekleidungen der Augenhöhle, sowie in der Thränendrüse (Säuger). Ferner betheiligen sie sich noch am Aufbau des Ciliarnervensystems und der O. profundus erzeugt die sog. lange oder sensible Wurzel des Ganglion ciliare. Beide Ophthalmici sind durchaus sensibel.

Schon innerhalb der Amphibiengruppe erlischt der R. ophthalmicus profundus als selbständiger Nerv und bleibt von nun an bis zu den Säugern hinauf als Ramus naso-ciliaris enge gebunden an den eigentlichen Ramus I Trigemini (R. ophthalmicus superficialis).

Das **Ganglion ciliare** sprosst nach Art eines sympathischen Ganglions aus dem distalen Ende des Ganglion Gasseri oder, falls, wie z. B. bei Reptilien, ein eigenes Ganglion im Bereich des Ramus ophthalmicus profundus s. N. naso-ciliaris vorhanden ist (Ganglion ophthalmicum), aus diesem hervor. Dies erfolgt nahe an der Ursprungsstelle des N. naso-ciliaris. Es stellt das vorderste, d. h. das am meisten oralwärts gelegene sympathische Ganglion des Wirbelthierkörpers dar. Seine Verbindung mit dem N. oculomotorius erfolgt, wie oben erwähnt, erst secundär, während es gleichzeitig unter Ausspinnung eines zarten Verbindungsfadens (Radix longa) von dem Hauptstamm des N. naso-ciliaris abrückt [1]).

Ueber die Beziehungen des Trigeminus zum R. palatinus des Facialis vergl. den nächsten Abschnitt.

Der Ramus maxillaris läuft am Boden der Augenhöhle nach vorne und liegt dann, wie sein Name schon sagt, wesentlich im Bereiche des Oberkiefers, dessen Zähne und Haut sammt der ganzen Oberlippe er sensibel macht. Er anastomosirt, und zwar häufig unter Bildung eines Ganglion (G. spheno-palatinum) mit dem N. facialis. Bei Fischen, besonders bei Selachiern, besitzt er eine gewaltige Grösse. Er ver-

---

1) Bei Amphibien legt sich das Ganglion in embryonaler Zeit noch deutlich an, später aber fliesst es mit dem Ganglion Gasseri zu einer Masse zusammen.

sorgt hier die ganze grosse Unterstrecke der Schnauze (Fig. 272). Bei Siluroiden gehen sehr starke Zweige zu den Barteln. Bei Sauriern sind in seinem Laufe grosse Mengen mikroskopisch kleiner Ganglien eingelagert. Er versorgt die Harder'sche Drüse und die Thränendrüse der Saurier. Bei Vögeln ist der Schnabel sowohl von Aesten des ersten als von Aesten des zweiten Trigeminus in ganz excessivem Grade versorgt. Die Maulwurfs- und Schweinsschnauze, sowie die Tasthaare der verschiedensten Säuger erhalten enorme Nerven vom Ramus maxillaris oder, wie er bei Säugern seiner Lagebeziehungen wegen heisst, Ram. infraorbitalis.

Der R. mandibularis ist gemischter Natur; einerseits für die gesammte Kaumuskulatur bestimmt, erzeugt er andrerseits den starken Gefühlsnerv für die Zunge (R. lingualis) und endigt, häufig in zwei Aeste gespalten, als ein den Alveolarcanal durchsetzender R. mandibularis internus und ein in der äusseren Haut des Unterkiefers und in der Unterlippe verlaufender R. mandibularis externus. Zwischen ihm und dem Facialis existirt in allgemeinster Verbreitung eine unter dem Namen der Chorda tympani bekannte Verbindung. Im Bereiche des Ram. lingualis trifft man bei Säugern das Ganglion submaxillare.

Von Interesse sind die aus den Wurzelgeflechten des Facialis und des Trigeminus der Fische entspringenden dorsalen Zweige. In ihrer Stärke und Länge sehr schwankend, durchsetzen sie entweder nur die über dem Gehirn lagernden Lymph- und Fettmassen, oder durchbrechen sie die Schädelknochen und verbreiten sich unter der Kopfhaut. Wieder in andern Fällen erstreckt sich ein ausserordentlich langer Dorsalast des Trigeminus (nach Andern des Facialis) über die ganze Rückenkante des betreffenden Teleostiers nach rückwärts, nimmt, zu einem Collector werdend, vom Vagus und jedem Spinalnerven Verstärkungsäste auf und versorgt Muskulatur und Haut der Rückenflosse, ja er kann sich auch noch mit einem mehr seitlich liegenden Ast zu den übrigen Flossen begeben. Bei Selachiern und Ganoiden fehlt dieser Nerv, welcher bei Teleostiern den Namen R. lateralis s. recurrens Trigemini führt, spurlos.

Dorsale, zur Pia und Dura mater sich wendende feine Zweige des Trigeminus finden sich, wenn auch oft nur spurweise, durch die ganze Thierreihe verbreitet.

NERVUS FACIALIS und ACUSTICUS.

In früher Embryonalzeit selbständig angelegt, entspringen der 7. und 8. Hirnnerv später zwischen Trigeminus und Glossopharyngeus, beziehungsweise Vagus aus einer gemeinsamen Wurzel und einem gemeinsamen Ganglion, das da und dort mit dem Ganglion Gasseri zu einer Masse zusammenfliessen kann.

Diese Gemeinsamkeit des Ursprungs treffen wir bei vielen Fischen, Amphibien und Reptilien (Fig. 269), in andern Fällen bleiben die beiden Wurzeln zeitlebens getrennt, liegen aber auch dann sehr nahe bei einander und zwar so, dass diejenige des Facialis häufig mehr ventral, diejenige des Acusticus aber direkt am Seitenrand des Nachhirnes entspringt (Petromyzonten, Dipnoër, Alligatoren).

Der Facialis, ursprünglich ein gemischter Nerv, steht

bei Fischen vorzugsweise im Dienst der die Eingänge zum Respirationsapparat öffnenden und schliessenden Muskeln. Häufig entspringt er hier (vergl. Fig. 268) so enge verbunden mit dem Trigeminus, dass man beide zusammen für einen Nerven halten könnte. Ist dies nun auch nicht der Fall, so finden sich doch stets sehr nahe Beziehungen zwischen beiden Nerven, welche in Form von Anastomosen ihren Ausdruck finden. Diese existiren entweder kurz nach dem Ursprung oder im weiteren Verlauf beider Nerven. Wieder in anderen Fällen geht der Facialis, nachdem er selbständig entsprungen ist, ganz in das Gasser-sche Ganglion ein und tritt erst jenseits desselben wieder hervor (Anuren).

Nachdem er entweder durch eine besondere Oeffnung (Urodelen und alle Amnioten) oder durch eine mit dem Trigeminus gemeinsame Oeffnung (Fische, Anuren) die Schädelwand verlassen, zerfällt er in drei Hauptzweige, einen **R. hyoideo-mandibularis, palatinus** und **buccalis**, und dazu kommt noch die Portio major des Ophthalmicus superficialis (siehe oben).

Der Ramus palatinus, welcher durch ein besonderes, einwärts und vorne vom Suspensorium des Unterkiefers gelegenes Loch hervorbricht, läuft am Dach der Mundhöhle, also unter dem Bulbus oculi nach vorne, versorgt bei Teleostiern die starken Muskelmassen des Pterygoidapparates sowie die Schleimhaut der Mundhöhle und kann dabei mit dem R. maxillaris des Trigeminus zahlreiche Anastomosen eingehen (z. B. bei Ascalaboten und Scinken). Mit seinem Endast durchbohrt er die Hinterwand der Nasenhöhle und anastomosirt entweder schon im Knochencanal oder erst im Cavum nasale mit dem Ramus I Trigemini, mit welchem er sich nach vorne zur Schnauze begiebt, um eventuell die in der Circumferenz der Apertura nasalis externa liegenden Muskeln zu versorgen (Amphibien, Reptilien, Vögel).

Der R. hyoideo-mandibularis, welcher mit dem Glossopharyngeus anastomosirt (Jakobson'sche Anastomose), verbreitet sich, wie sein Name schon beweist, vorzugsweise im Bereich des ersten und zweiten primitiven Kiemenbogens.

Bei Knochenfischen, z. B. bei Silurus glanis, durchbricht er, nachdem er bereits die Schädelhöhle verlassen hat, das Hyomandibulare und zwar in der Richtung von innen nach aussen. Der zum Unterkiefer sich wendende Zweig kann sich noch einmal spalten und zwar in eine äussere und eine innere Portion. Letztere kann auch

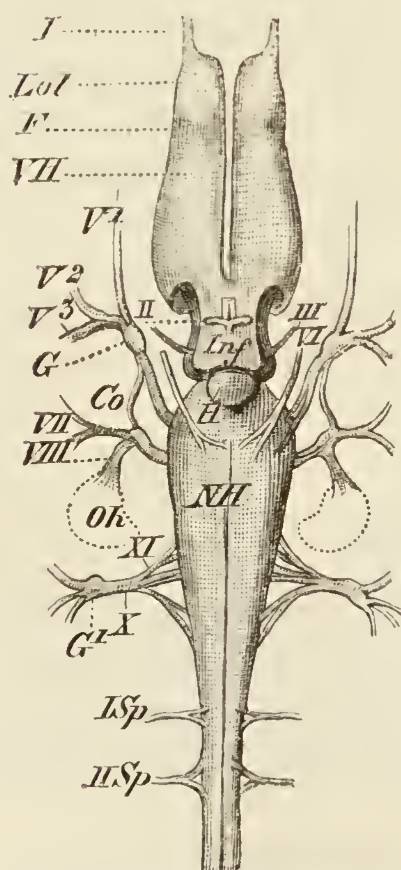


Fig. 273. Ventrale Ansicht des Gehirns von Salamandra maculata. *VH* Vorderhirn mit dem durch eine Furche (*F*) von ihm abgesetzten Lobus olfactorius (*Lol*), *Inf* Infundibulum, *H* Hypophyse, *NH* Nachhirn, *I* Olfactorius, *II* Opticus mit seinem Chiasma. *III* Oculomotorius, V^1, V^2, V^3 Ramus primus, secundus und tertius Trigemini, welche aus dem Gasserschen Ganglion (*G*) entspringen, *Co* Verbindungsfaden zwischen Trigeminus- und Facialis-Wurzel, *VI* Abducens, *VII* und *VIII* Facialis und Acusticus aus einer gemeinsamen Wurzel entspringend, *Oh* Ohrblase, *IX*, *X* Glossopharyngeus-Vagus-Gruppe, G^1 Vagusganglion, *ISp*, *IISp* erster und zweiter Spinalnerv (Hypoglossus).

im Canalis mandibularis verlaufen und mit dem R. mandibularis Trigemini anastomosiren.

Der für den Hyoidbogen bestimmte Zweig schickt bei Fischen Aeste zu der den Kiemendeckelapparat, sowie die Branchiostegalhaut beherrschenden Muskulatur. Auch der R. mandibularis erzeugt zahlreiche Aeste zu den Muskeln an der vorderen Circumferenz des Spritzloches (Selachier) und am Boden der Mundhöhle (vergl. die Myologie).

Das Spritzloch wird vom R. hyoideo-mandibularis von oben her gabelig umfasst, ganz so, wie die weiter nach hinten liegenden Kiemenspalten von den Zweigen des Glossopharyngeus und Vagus (Fig. 266). Wir haben daher den Facialis im Sinne eines, für die früher hier vorhandene Kiemenmuskulatur bestimmten Segmentalnerven aufzufassen.

Bei Säugethieren ist der Facialis ein rein motorischer Nerv und während seine Hauptmasse die bei höheren Typen reichlich entwickelten mimischen (Gesichts-) Muskeln versorgt, bleibt eine kleinere Portion an die Muskulatur des Hyoidapparates gebunden (M. digastricus (hinterer Bauch) und M. stylohyoideus).

Die schon bei den niederen Wirbelthieren vorkommende Verbindung zwischen dem Facialis und dem dritten Ast des Trigeminus persistirt fort und heisst, da sie in die Paukenhöhle (zwischen Hammer und Ambos) zu liegen kommt, Chorda tympani. Der Ramus palatinus durchsetzt als sog. Nervus petrosus superficialis major ein im Bereiche des II. Trigeminus befindliches Ganglion (G. spheno-palatinum) und gelangt darauf zur Muskulatur des Gaumens und zum Dach der Mundhöhle.

Der **Acusticus** ist stets, besonders aber bei Fischen und Dipnoërn, kräftig entwickelt. Er entspringt entweder mit zwei oder drei, von Anfang an von einander getrennten Wurzeln oder theilt sich, ursprünglich ein einziger Stamm, kurz nach seinem Ursprunge in einen Ramus vestibularis und cochlearis. Ersterer zieht zum Vorhof, letzterer zur Schnecke des Gehörorganes.

Anastomosen zwischen dem Acusticus und Glossopharyngeus gehören zu den seltenen Ausnahmen (Polypterus, Protopterus).

Bei gewissen Reptilien (Ascalaboten) entspringt der Acusticus, abgesehen von seinem gewöhnlichen Entstehungspunkte, d. h. dem Boden der Rautengrube, aus dem grössten Theile oder auch aus der ganzen Masse der Corpora restiformia des verlängerten Markes (Wiedersheim). Alle feineren Details über die Endausbreitung des Hörnerven gehören in die Lehre von den Sinnesorganen.

VAGUS-GRUPPE.

Während wir es bis jetzt, abgesehen von dem R. recurrens des Trigeminus, nur mit Gehirnnerven zu schaffen hatten, die sich in ihrer Ausbreitung auf den Kopf beschränkten, tritt uns hier ein Nerven-Complex entgegen, der auf ein weit grösseres Körpergebiet übergreift und bei dem uns die Vergleichung mit spinalartigen Elementen viel näher gelegt und zugleich viel leichter gemacht wird, als dort. Es handelt sich nämlich von Seiten des Vagus nicht allein um Versorgung des noch im Bereich des Kopfes gelegenen Pharynx und Kiemen-

apparates, sondern auch um diejenige des Herzens, sowie des Larynx beziehungsweise des ganzen Respirations-, sowie eines grossen Theiles des Digestionsapparates der höheren Wirbelthiere. Die letztgenannte Portion heisst Ramus intestinalis, und dieser schickt auch Zweige zur Schwimmblase.[1])

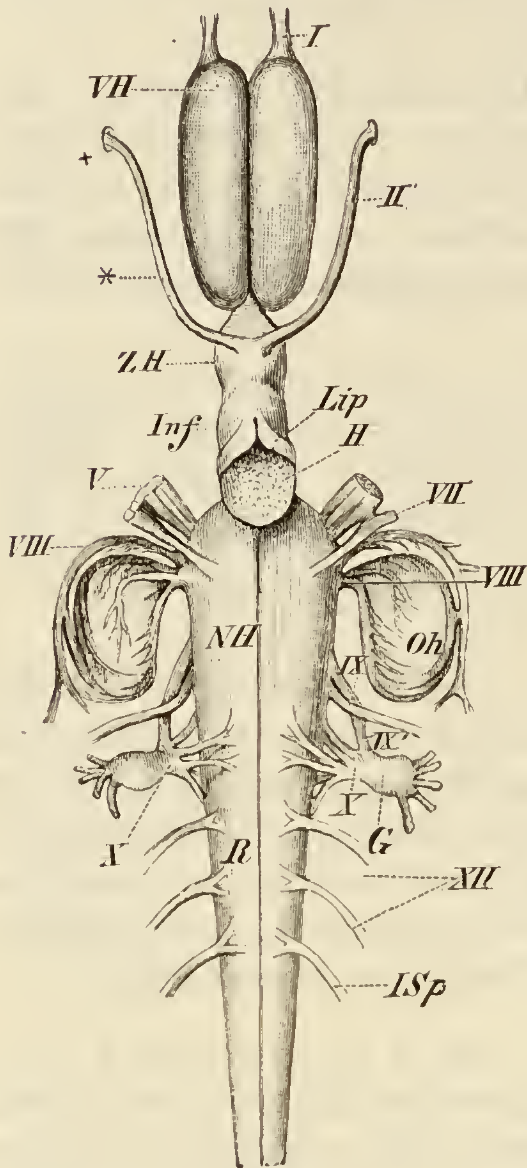


Fig. 274. Gehirn von Protopterus, ventrale Ansicht. *VH* Vorderhirn, *ZH* Zwischenhirn mit dem Infundibulum (*Inf*), welches die Hypophyse (*H*) mit lippigem Saum (*Lip*) umgreift, *NH* Nachhirn, *R* Rückenmark, *Oh* Ohrkapsel. *I* N. olfactorius, *II* Opticus, * sein intracranieller Verlauf, + seine Durchtrittsstelle durch die Schädelwand, *V* Trigeminus mit dem Facialis (*VII*) verbunden, *VIII* die beiden Acustici, *IX* die eine Wurzel des Glossopharyngeus, *IX′* die andere, welche sich mit dem Ganglion (*G*) verbindet, *XII* Hypophyse, *ISp* erster Spinalnerv.

Bei Selachiern, wo wir nächst den Petromyzonten, welch' letztere acht dorsale und eine ventrale Vaguswurzel besitzen, die primitivsten Verhältnisse der Kopfnerven antreffen, sehen wir die Vagusgruppe mit 7 (Notidaniden) und bei andern mit fünf dorsalen Wurzeln entspringen. Der vorderste entspricht dem **Glossopharyngeus,** die vier bis sechs hinteren dem **Vagus.** Ein **Accessorius Willisii** ist noch nicht deutlich individualisirt.

Die dorsalen Wurzeln entspringen bei Notidaniden aus den schon früher besprochenen, segmental angeordneten Ganglien am Seitenrand der Fossa rhomboidalis. Mit Ausnahme der vordersten Wurzel (N. glossopharyngeus), welche den Schädel durch ein besonderes Loch verlässt, brechen die übrigen alle durch eine gemeinsame Oeffnung hindurch und vereinigen sich ausserhalb der Schädelhöhle mit den ventralen Zweigen, welche durch fünf Oeffnungen den Schädel verlassen und in gleicher Höhe mit den ventralen Spinallöchern liegen.

Bei Dipnoërn (Protopterus) (Fig. 269)

1) Bei Petromyzon fluviatilis findet sich in dem R. intestinalis eine ungeheure, gruppenweise angeordnete Zahl von bipolaren Ganglienzellen, die sowohl in den eigentlichen Stamm, als auch in die Zweige und die Plexus eingestreut sind. Die beiden Hauptstämme liegen nicht an der Seite des Darmes, sondern in ziemlicher Entfernung von demselben, über den Athmungsmuskeln. Von diesen Stämmen erstrecken sich Zweige, die nicht nur bis zu den Primitivmuskelbündeln und Gefässen der Kiemen zu verfolgen sind, sondern die sich auch in die Schleimhaut des Mundes, in die Muskeln des Darmes und in die Leber einsenken. In allen diesen Theilen sind sehr zellenreiche Nervenplexus vorhanden. Besonders viele Nervenverflechtungen finden sich am Ende des Vorderdarmes; unterhalb des Gallenganges entziehen sie sich ganz der mikroskopischen Beobachtung, da sie sich als vereinzelte Fäden in die Muskulatur des Darmes einsenken. Besonders zahlreich trifft man die Nervenzellen unter der Schleimhaut des Darmes in seiner ganzen Länge. Auch an der Seite der Arterien mittlerer Grösse trifft man sie an; an dicken Arterienstämmen erscheinen sie weit seltener.

Aus allen diesen Verhältnissen erhellt, dass wir in dem Ramus intestinalis der Neunaugen einen Vagus in Vereinigung mit dem Sympathicus vor uns haben, worauf auch schon Joh. Müller hingewiesen hat. Der aus den Nervenzellen des R. intestinalis central verlaufende Faden wäre einem Vagusfaden, der periphere Nerv einer sympathischen Faser gleichzustellen (Ph. Owsiannikow).

entspringt der Vagus mit sieben dorsalen und zwei ventralen Wurzeln; dazu kommt noch ein weiterer Zuzug vom Glossopharyngeus. Der ganze so gebildete Wurzelcomplex vereinigt sich nach kurzem Lauf schon intracraniell zu einem gemeinsamen Stamm, welcher in der Knorpelwand des Schädels zu einem grossen Ganglion anschwillt, aus dem die peripheren Zweige hervorgehen. Hier sind also die ursprünglichen Verhältnisse noch mehr verwischt als bei Selachiern, und gehen wir in der Thierreihe noch weiter aufwärts, so tritt uns dies in immer stärkerem Grade entgegen; nirgends begegnet uns mehr eine ventral entspringende Vaguswurzel, sondern stets liegt der ganze Ursprung rein lateral von der Medulla oblongata.

Während bei Dipnoërn sogar die freie Extremität von Vaguselementen versorgt wird, treten bei den übrigen Fischen schwache Vagusäste nur an die Schultermuskulatur.

Ein sehr starker, aus einer besonderen Wurzelportion sich constituirender Ast des Vagus, der oft doppelt und sogar dreifach entwickelt sein kann, läuft als **Ramus lateralis** bei Fischen und wasserbewohnenden Amphibien (resp. Amphibienlarven) an der Seite des Körpers nach hinten bis zur Schwanzspitze. Er liegt dabei entweder dicht unter der Haut oder tiefer in der Muskulatur eingebettet und kann auch einen, längs der Rückenkante verlaufenden Zweig abgeben. (Vergl. das Capitel über die Hautsinnesorgane).

Bei den Amnioten geht dieser Ramus lateralis Vagi bis auf unbedeutende Reste verloren.

Während der Glossopharyngeus bei Selachiern, Ganoiden, Dipnoërn, Teleostiern und Ichthyoden den Schädel durch eine besondere Oeffnung verlässt, existirt bei Cyclostomen, Derotremen, Salamandrinen, Anuren, Scinken, Ophidiern, Crocodiliern,

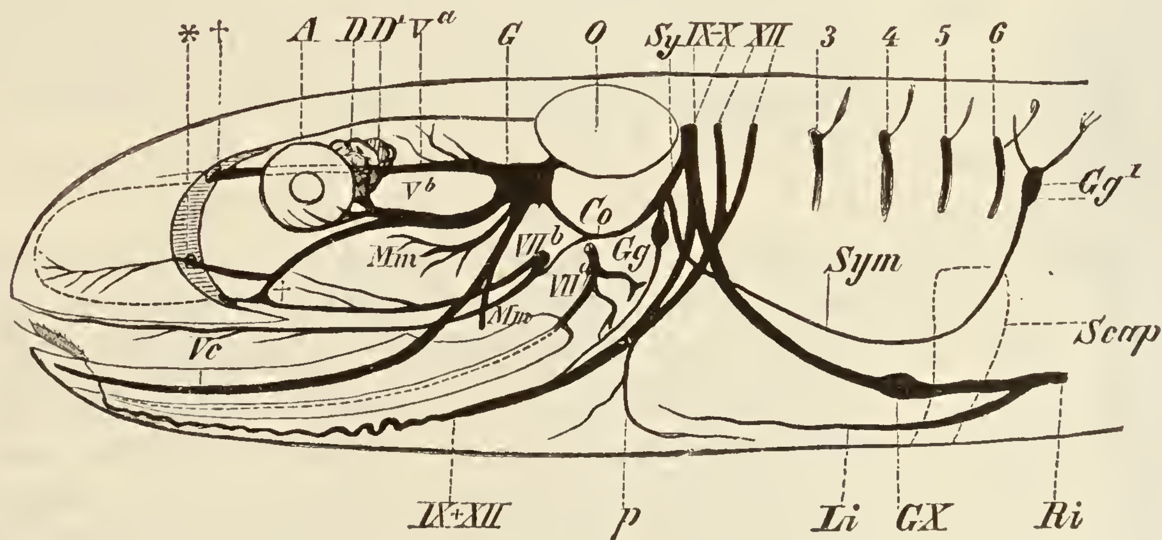


Fig. 275. Kopfnerven von Anguis fragilis. *G* Ganglion Gasseri, von dem die Trigeminusäste *Va*, *Vb* und *Vc* ausstrahlen; nach hinten davon liegt eine schlingenartige Commissur des Sympathicus (*Sy* und *Co*), welche den Trigeminus mit der Vagusgruppe (*IX*, *X*) in Verbindung setzt. Von dieser Commissur entspringt ein sympathisches Ganglion (*Gg*), sowie eine Verbindungsschlinge (*Sym*) zu dem sympathischen Ganglion Gg^1. VII^a, VII^b der Facialis durch zwei getrennte Oeffnungen durchbrechend, † Verbindung des Ramus palatinus des Facialis mit dem R. maxillaris Trigemini. * † Durchbruch des R. ophthalmicus Trig. in die Nasenhöhle. *Mm*, *Mm* Zweige des R. mandibularis zu den Kaumuskeln. *GX* Ganglion N. vagi, *Li* Laryngeus inferior, *Ri* R. intestinalis N. vagi, *XII* N. hypoglossus (die zwei ersten Spinalnerven, 3—6 die folgenden Spinalnerven, *O* Ohrkapsel, *Scap* Scapula, *A* Auge, *D*, *D* Thränendrüse und Harder'sche Drüse.

Vögeln und allen Säugern ein für die ganze Vagusgruppe gemeinsames Loch.

Das Verbreitungsgebiet des Glossopharyngeus, welcher ebenfalls gemischter Natur ist, liegt bei Fischen und kiemenathmenden Amphibien vorzugsweise im Bereich des ersten, dasjenige des, ebenfalls aus motorischen und sensiblen Fasern bestehenden Vagus im Bereich aller nach hinten davon gelegenen Kiemenbogen resp. in deren Muskulatur und Schleimhaut. Wie das Spritzloch vom Facialis dorsalwärts umfasst wird, so umgreifen, wie oben schon erwähnt, ganz in derselben Weise der Glossopharyngeus und die Vagusäste in segmentaler Anordnung je eine Kiemenöffnung mit einem vorderen und hinteren Zweige (vergl. Fig. 266).

Der Glossopharyngeus entsendet wie der Trigeminus, Facialis und Vagus bei Teleostiern dorsale, die Schädelhöhle durchsetzende Zweige. Mit der Umwandlung seines ursprünglichen Verbreitungsgebietes, d. h. des I. Kiemenbogens, endet er mit einem Hauptstamme in der Zunge (R. lingualis = Geschmacksnerv) und mit einem anderen im Pharynx (R. pharyngeus). So z. B. bei Salamandriden und Anuren, besonders aber bei Säugern.

Ein Accessorius Willisii ist schon bei Petromyzonten wohl entwickelt, allein erst bei Cheloniern sehen wir jene Verhältnisse angebahnt, wie sie uns bei Säugern entgegentreten. Der Nerv entspringt hier schon im Bereich des Halsmarkes, d. h. vom Niveau des 4.—5. Cervicalnerven an, als ein langer, immer von Zeit zu Zeit Spinalnerven aufnehmender Collector. Neben dem vordersten Theile des Rückenmarkes und der Medulla oblongata nach vorne laufend, gelangt er endlich in den Schädel, verlässt diesen aber sofort wieder in Gemeinschaft mit dem Vagus. Er versorgt gewisse, zum Schultergürtel in Beziehung stehende Muskeln, wie den Sternocleidomastoideus und den Trapezius (Fig. 276).

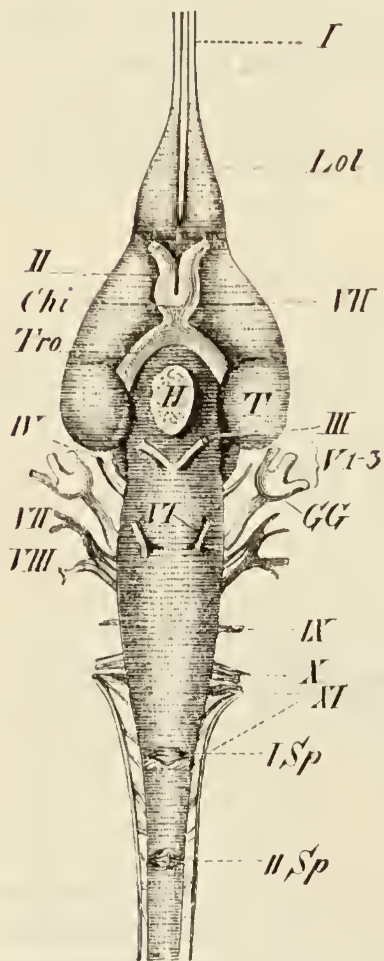


Fig. 276. Gehirn von Emys europaea, ventrale Ansicht. *VH* Vorderhirn mit Lobus- und Tractus olfactorius (*Lol. I*), *T* Lobus temporalis, *H* Mittelhirn, *II* N. opticus, *Tro* Tractus opticus, *Chi* Chiasma nervorum optic., *III* N. oculomotorius, *IV* N. trochlearis, *V* 1—3 erster, zweiter und dritter Ast des Trigeminus, welche alle drei aus dem grossen, Gasserschen Ganglion *GG* entspringen, *VI* N. abducens, *VII* und *VIII* N. facialis und acusticus, *IX* N. glossopharyngeus, *X* und *XI* Vagus und Accessorius Will., *ISp*, *IISp* erster und zweiter Spinalnerv.

NERVUS HYPOGLOSSUS.

Dieser Nerv, der seine Spinalnatur ebenso deutlich zur Schau trägt, wie der N. accessorius Will., hat mit dem Vagus genetisch nichts zu schaffen, ist also nicht aus seinen motorischen Wurzeln herausdifferenzirt zu denken.

Er besitzt sein Verbreitungsgebiet in gewissen, am Boden der

Mundhöhle liegenden, zwischen Schultergürtel, beziehungsweise Sternum und Hyoidbogen gelegenen Muskeln, sowie in den eigenen Muskeln der Zunge. Er ist weder bei Fischen, noch bei Amphibien ein eigentlicher Hirnnerv, da er hier weder intracraniell entspringt, noch die Schädelkapsel durchbohrt. Er wird vielmehr durch den ersten und häufig auch noch durch den zweiten Spinalnerven dargestellt; beide communiciren ausserhalb der Wirbelsäule miteinander und participiren in der Regel auch noch am Aufbau des Plexus brachialis.

Von den Reptilien an aufwärts in der Thierreihe kommt der Hypoglossus in die Schädelkapsel selbst zu liegen und verlässt sie durch eine oder zwei getrennte Oeffnungen oder bricht er auch, wie bei Emys europaea, mit dem Vagus durch eine gemeinsame Oeffnung hervor. Er ist also hier zu einem eigentlichen Kopfnerven geworden und wird bei Säugern, wo die Eigenmuskulatur der Zunge zu vollster Entwicklung gelangt, zum motorischen Nerven dieses Organs. Er beschränkt sich aber nicht hierauf, sondern innervirt, wie oben erwähnt, ähnlich wie wir dies schon bei niederen Thiergruppen vorgebildet sahen, durch Schlingenbildungen mit Spinalnerven (Ansa hypoglossi) die axialen Halsmuskeln zwischen Sternum und Zungenbeinkörper, d. h. den Sterno-hyoideus, Sterno-thyreoideus, Thyreo-hyoideus und den Omo-hyoideus.

Sympathicus.

In einem gewissen Entwicklungsstadium des Wirbelthierkörpers sieht man aus den Spinalganglien jene Nervenzweige hervorsprossen, welche ich früher schon, bei Besprechung der Spinalnerven, als intestinale Aeste bezeichnet habe. Sie nehmen ihren Lauf medianwärts und endigen nach kurzem Lauf dorsal von den Cardinalvenen in kleinen, unregelmässig gestalteten Zellhaufen. Dies sind die ersten Spuren der sympathischen Ganglien, die wir somit als Abkömmlinge des spinalen Nervensystems aufzufassen haben. Wie die Spinalganglien, so liegen auch sie ursprünglich in segmentaler Anordnung entweder in der ganzen Ausdehnung der Wirbelsäule von der Schwanzspitze bis zum Schädelgrund (Teleostier) oder sind sie auf die Leibeshöhle beschränkt (alle übrigen Wirbelthiere). Indem sie durch Längscommissuren in gegenseitiger Verbindung stehen, stellen sie den sog. **Grenzstrang des Sympathicus** dar (Fig. 277).

Die Ausdehnung des Sympathicus beschränkt sich übrigens nicht auf die Wirbelsäule, sondern er greift auch über auf den grössten Theil der Gehirnnerven, mit welchen er entweder ausserhalb, d. h. dicht unterhalb ihres Austritts aus der Schädelhöhle, oder innerhalb des Cavum cranii Verbindungen eingeht. Im letzteren Fall, den wir bei sämmtlichen Anuren beobachten, schlüpft er, mit dem Vagus enge verbunden, durch dessen Loch in die Schädelhöhle hinein, läuft an deren Seitenwand nach vorne und endigt im Gasser'schen Ganglion des Trigeminus resp. im Ganglion ciliare. Letzteres bildet überhaupt, wie oben schon erwähnt, die Endstation des Sympathicus sämmtlicher Wirbelthiere. Eine Ausnahme machen nur die Selachier und Knorpelganoiden, bei welchen seine Ausdehnung, wie es scheint, nur bis zum Vagus zu verfolgen ist.

Aus den Ganglien des Grenzstranges treten zahlreiche Aeste theils sympathischer, theils cerebrospinaler Natur zu den Organen der grossen

Körperhöhlen und man bezeichnet dieselben mit dem Namen des **Eingeweidenervensystems.** Sie bilden bestimmte, von zahlreichen Gang-

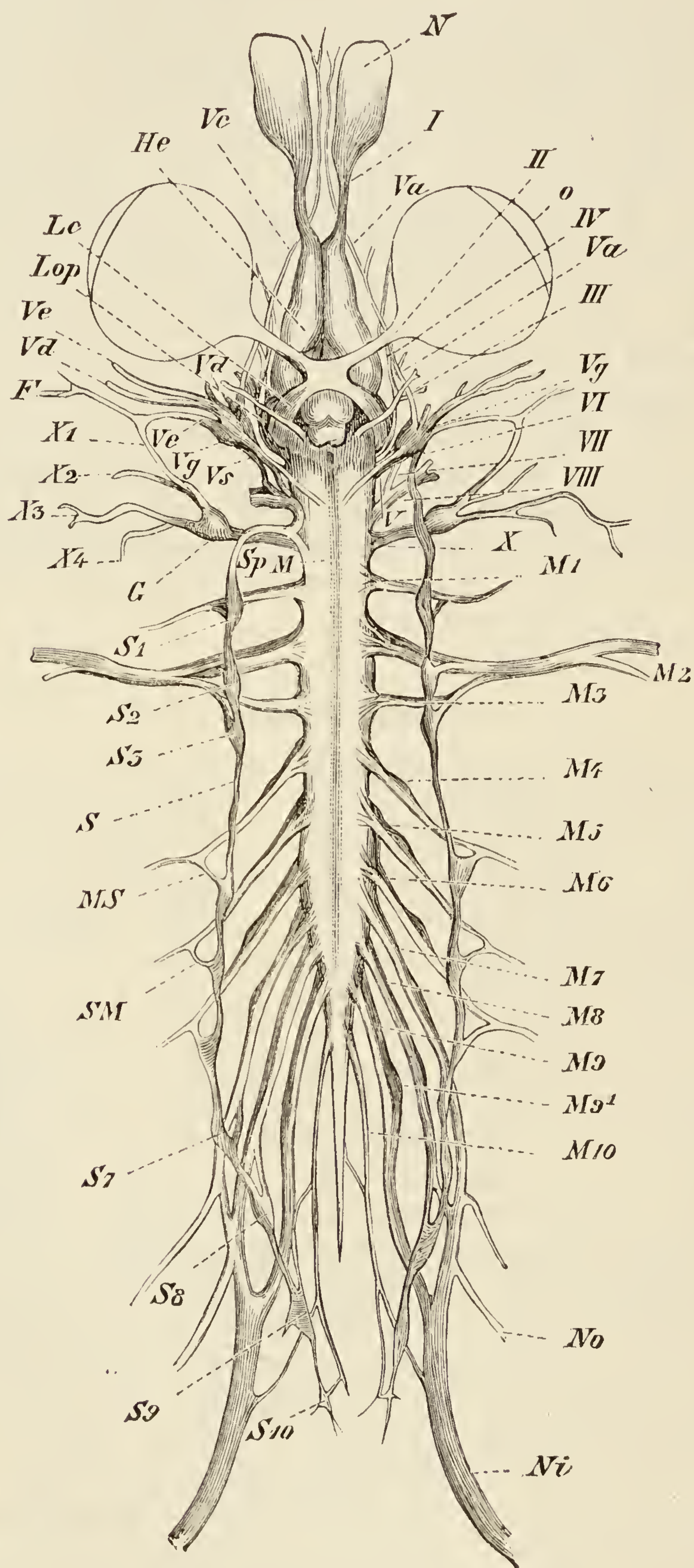


Fig. 277. Das gesammte Nervensystem des Frosches nach A. Ecker. *He* Grosshirnhemisphären (Vorderhirn), *Lop* Lobi optici (Mittelhirn), *M* Rückenmark, M^1—M^{10} Rückenmarksnerven, welche bei *SM* schlingenartige Verbindungen mit den Ganglien (S^1—S^{10}) des Sympathicus *S* eingehen, *No* Nervus obturatorius, *Ni* Nervus ischiadicus, *I*—*X* Erstes bis zehntes Hirnnervenpaar (die Namen sind aus dem Text zu entnehmen), *G* Ganglion N. vagi, *Vg* Ganglion Gasseri, *o* Bulbus oculi, *N* Nasensack, *Va*—*Ve* die verschiedenen Aeste des Trigeminus, *F* N. facialis, *Vs* Verbindung des Sympathicus mit dem Ganglion Gasseri, X^1—X^4 die verschiedenen Aeste des Vagus.

lien durchsetzte, meist den Gefässen folgende, oder gar von ihnen activ mit ausgesponnene Geflechte, die man nach ihrer Verbreitung als Plexus bronchialis, cardiacus, splanchnicus, coeliacus, mesentericus, renalis, genitalis etc. zu bezeichnen pflegt[1]). In der Versorgung der verschiedensten Eingeweide liegt also die eine grosse Funktion des sympathischen Systems, die andere besteht in der Innervirung der Drüsen und vor Allem der Gefässe, so dass man auch von einem Plexus caroticus, aorticus, cruralis etc. etc. reden kann.

Beim Amphioxus ist ein sympathisches Nervensystem nicht nachzuweisen und auch bei Petromyzonten existirt noch kein Grenzstrang, jedoch existiren nach den Untersuchungen von Freud in den Spinalganglien bereits Zellengruppen, welche mit zum Gefässsystem ziehenden Nervenfasern in Verbindung stehen, und letztere sind wohl als sympathische zu deuten. Es handelt sich also bei Petromyzonten um einen embryonalen Zustand, insofern im Spinalganglion auch noch das sympathische mit enthalten ist (vergl. das Capitel über den N. vagus). Ein durchgreifender Differenzirungsprocess im primären Spinalganglion tritt erst bei höheren Fischen auf und zwar phylogenetisch wie ontogenetisch am Kopf anfangend und candalwärts fortrückend. So besitzen z. B. die Teleostier bereits einen wohl ausgebildeten Kopftheil des Sympathicus, während sich die Kette des Grenzstranges beim Frosch schon über den ganzen Rumpf erstreckt (Fig. 277).

Die häufig auftretenden Anomalieen, welche sich im mangelhaften Auftreten des sympathischen Grenzstranges äussern, lassen sich auf Grund der oben erwähnten Entwicklung leicht erklären. So kommt es zuweilen nur zu einer unvollkommenen Abschnürung des Intervertebralganglions, oder unterbleibt dieselbe gänzlich, in welchem Falle dann der sympathische Grenzstrang eine locale Unterbrechung zeigt. Wieder in andern Fällen bleibt das Verbindungsstück zwischen dem spinalen und dem sympathischen Ganglion sehr kurz, oder zieht es sich in einen langen Faden aus. Nach Ónodi würden auch die Ganglien der Hirnnerven, wie z. B. das Vagusganglion, ein (nicht zur Differenzirung kommendes) sympathisches Ganglion enthalten.

Wie unsicher und schwankend unsere Kenntnisse über das sympathische Nervensystem der niederen Vertebraten noch sind, beweisen folgende zwei Beobachtungen von Dohrn und Owsiannikow.

Der erstgenannte Autor findet bei Petromyzonten, deren regressive Metamorphose für ihn unzweifelhaft feststeht, noch die „letzten Reste des Sympathicus" in Gestalt zerstreuter Ganglienzellen inmitten einer mesoblastischen Gewebsmasse über den letzten Enden der Nierengänge und der Geschlechtsausführwege. Man sieht diese Ganglienzellen mit grosser Deutlichkeit auf Längs- und Querschnitten, wenn man dieselben durch den After, die Rudimente der Beckenflossen und die umliegenden Partieen führt.

Ph. Owsiannikow hat am Herz vom Flussneunauge ein dichtes, das Fleisch des Vorhofes durchsetzendes Netzwerk von gruppenweise angeordneten Ganglienzellen nachgewiesen, deren Ausläufer vielfach

1) Ueber die Entstehung der peripheren, in den Eingeweiden liegenden sympathischen Ganglienzellen ist nichts Sicheres bekannt, es scheint aber der Gedanke, dass dieselben selbständig d. h. in loco aus mesodermalem Gewebe entstehen, nicht ausgeschlossen werden zu können.

miteinander anastomosiren, und die mit dem Cerebrospinalsystem in gar keiner Communication stehen, so dass eine galvanische Reizung des letzteren (d. h. des Gehirns und Rückenmarks) auf den Rythmus der Herzschläge nicht den mindesten Einfluss hat. Eine galvanische Reizung des Ventrikels selbst hatte ebenso wenig Erfolg, dagegen trat durch Reizung des Vorhofstheiles eine Beschleunigung der Herzschläge auf; eine Verlangsamung derselben konnte von keinem Punkte des Herzens aus erzielt werden. — Daraus ergiebt sich für Owsiannikow der Schluss, dass das sympathische Nervensystem von Petromyzon ein in sich abgeschlossenes, selbständiges ist. Owsiannikow betrachtet jene Zellen als „embryonale“, die sich an Ort und Stelle gebildet haben, in der Weise, wie z. B. die Hautnervenzellen in dem Schwanz der Froschlarve oder des Axolotls sich entwickeln. Letztere gehen später Verbindungen untereinander ein, werden zu Nerven, während die ersteren im embryonalen Zustand verharren. Wahrscheinlich entwickeln sich die sympathischen Nervenzellen im Herzen bei höheren Thieren auf dieselbe Weise und verbinden sich erst secundärwärts dem Vagus.

Von besonderem Interesse ist das hintere Ende des Grenzstranges der Anuren, insofern sich hier die segmentale Anordnung seiner Ganglien längs dem ganzen Steissbein fortsetzen kann. Es wird also hier die dem Achsenskelet verloren gegangene, metamere Gliederung von Seiten des ungleich conservativeren Nervensystems zeitlebens zum Ausdruck gebracht (Wiedersheim). — Man begegnet übrigens in der Ausdehnung des Frosch-Sympathicus d. h. vor Allem in der Zahl seiner Ganglien den allergrössten individuellen Schwankungen, ein Beweis dafür, dass der metamere Character dem hinteren Abschnitt des ausgebildeten Anurenkörpers schon seit sehr langer Zeit verloren gegangen sein muss.

Bei Sauriern und ähnlich auch bei Scinken und Ophidiern trifft man allgemein den Halstheil des Sympathicus in einen oberflächlichen, die 5 vordersten Spinalganglien überspringenden, und einen tiefen, mit den letzteren in Communication stehenden Strang gespalten. Beide ziehen zu dem nach vorne vom Glossopharyngeus liegenden Ganglion supremum und von hier aus erstrecken sich Fäden weiter zum Trigeminus und Facialis, sowie zur Peripherie des in einen Stamm verschmolzenen Hypoglossus und Glossopharyngeus (vergl. Fig. 275). Diese Doppelnatur des Halssympathicus treffen wir wieder an bei Crocodiliern und Vögeln, wo der tiefe Ast mit der Arteria vertebralis im Vertebralcanal und der oberflächliche, theils paarig, theils unpaar entlang den Carotiden nach vorne zieht. Beide Aeste stehen durch zahlreiche Anastomosen in gegenseitiger Verbindung.

Bei Säugethieren sehen wir dieses Verhalten nicht fortgesetzt; es liegt hier der Grenzstrang stets vor der Wirbelsäule. Beim Menschen finden sich in seinem Halstheil gewöhnlich drei Ganglien, doch können sie auch reducirt sein; im Brust-, Bauch- und Sacraltheil dagegen ist ihre metamere, je einem Wirbel entsprechende Anordnung in der Regel besser erhalten.

Nebennieren.

Es mag zweifelhaft erscheinen, ob man berechtigt ist, die Nebennieren in unmittelbarem Anhange an das Nervensystem abzuhandeln, da ihre genetischen Beziehungen zum Urogenitalapparat durch neuere Untersuchungen immer klarer hervortreten. Wenn ich nun gleich-

wohl den bisher geübten Gebrauch beibehalte, so bestimmt mich dazu ein zweifacher Grund. Erstens ist bis jetzt keine Veranlassung zu der Annahme vorhanden, dass jene Organe in irgend einem Entwicklungsstadium in einen physiologischen Connex zum Urogenitalapparat gerathen, sondern es spricht Alles dafür, dass sie sich demselben um so mehr entfremden, je weiter der betreffende Träger in seiner Entwicklung fortschreitet; und zweitens spielt das sympathische Nervensystem bei ihrem Aufbau ebenfalls eine grosse Rolle. Dabei ist es ganz einerlei, ob die Beziehungen zu letzterem primäre oder, was wahrscheinlicher ist, erst secundär erworbene sind. So sind also bei der Anlage der Nebennieren zwei Keimblätter betheiligt.

Die erste Anlage der Nebennieren geschieht rechts und links von der Wirbelsäule in bilateral symmetrischer Weise. Dabei handelt es sich genau um die Stelle, wo sich zu gleicher Zeit bei Fischen und Amphibien die Vorniere (Kopfniere) sowie bei Amnioten die Geschlechtsdrüse[1]) entwickelt.

Während es sich nun bei den **Anamnia** um eine directe Umbildung von Vornierenblastem in Nebennierengewebe zu handeln scheint, hat Mihalcovicz nachgewiesen, dass die Nebenniere der **Amnioten** abgetrennte Theile der geschlechtlich noch nicht differenzirten, also auf niedrigem Stadium der Entwicklung stehenden Geschlechtsdrüsen darstellen, die mit der erfolgten Trennung andere physiologische Beziehung eingegangen sind. Beide entstammen also einem und demselben Mutterboden, d. h. dem **Coelomepithel,** beziehungsweise dem Keimepithel.

Die specielleren Entwicklungsvorgänge gestalten sich dabei nach Mihalcovicz folgendermaassen. Das Epithel des vorderen Abschnittes der Geschlechtsleiste — und dies gilt auch noch für eine proximal vom Vorderende derselben gelegenen Stelle — wuchert nämlich neben der Gekröswurzel in das anliegende Bindegewebe regellos hinein und ordnet sich dabei zu strangartigen Gebilden an, welche zu den „Nebennierensträngen“ werden. Diese Vorgänge greifen auch auf den grösseren, mehr nach rückwärts gelegenen Abschnitt der Geschlechtsleiste über und führen hier zur Bildung der sogenannten Sexualstränge, aus welchen beim weiblichen Geschlecht das Follikelepithel, beim männlichen die epitheliale Auskleidung der Hodencanälchen hervorgeht.

Während sich nun die Sexualstränge bei Vögeln und Säugern getrennt anlegen, hängen sie bei Reptilien mit den Nebennierensträngen, welche sich hier viel weiter nach hinten über die Geschlechtsleiste erstrecken, zusammen und bilden deren dorsale Partie. Sowohl die Nebennieren — als die Sexualstränge verdanken ihre Existenz einem Proliferationsprocess der schon sehr frühe im Keimepithel sich differenzirenden sogenannten „Ureier“. Letztere haben also mit der Bildung der eigentlichen Geschlechtszellen nichts zu schaffen, sondern letztere, d. h. die eigentlichen Urkeimzellen, entstehen erst in einem späteren entwicklungsgeschichtlichen Stadium (vergl. den Geschlechtsapparat).

---

1) Da es sich bei der Vorniere und der Geschlechtsdrüse um keine homologen Organe handelt, so liegt das Lückenhafte in der Genese und einheitlichen Auffassung jener Gebilde, die man als Nebennieren zu bezeichnen pflegt, offen zu Tage.

Was nun die weiteren Entwicklungsvorgänge, wie namentlich die Beziehungen zum Sympathicus betrifft, so sind sie noch nicht mit der wünschenswerthen Klarheit aufgehellt. Alles, was man darüber bis jetzt aussagen kann, ist Folgendes.

Jene anfangs ganz soliden Zellstränge erfahren allmälig eine regelmässigere Anordnung, bekommen eine centrale Höhlung und machen so den Eindruck eines Convolutes von Drüsenschläuchen. Das Epithel geht hierauf, nach den Untersuchungen von M. Braun an Reptilien-Embryonen, einer Art Verfettung entgegen und nimmt eine milchweisse oder auch bräunlichgelbe Farbe an. Einstweilen ist auf Seiten der an jener Stelle an multipolaren Nervenzellen überreichen Ganglien des sympathischen Grenzstranges ebenfalls ein Wucherungsprocess aufgetreten und die sich davon abschnürenden Elemente gerathen allmälig in directe Berührung mit den oben geschilderten Nebennierensträngen. Während es nun aber bei den Anamnia — und hier sind die Verhältnisse am besten bei Selachiern studirt — zu keinen innigeren Lagebeziehungen zwischen beiden Elementen kommt, beobachtet man bei höheren Vertebraten, wie vor Allem bei Säugethieren, Folgendes.

Das sympathische Nervengewebe liegt anfangs dem Convolut der Nebennierenstränge nur äusserlich an, bald aber wuchert es zwischen letztere hinein und kommt mehr und mehr centralwärts in die Maschen der das ganze Organ durchziehenden, bindegewebigen Gerüstsubstanz zu liegen. Die Folge davon ist, dass man eine aus den Nebennierensträngen bestehende **Rinden-** und eine aus sympathischen Elementen sich aufbauende **Markschicht** unterscheiden kann [1]).

Ich wende mich nun zur Schilderung des ausgebildeten Organs in der Reihe der Wirbelthiere.

Bei Selachiern liegt die Nebenniere in Form einer Doppelreihe kleiner 1—15 Mill. grosser Bläschen oder Läppchen rechts und links von der Wirbelsäule. Jene haben z. Th. eine segmentale Anordnung und zerfallen je in zwei Abschnitte. Der eine, welcher sich, wie oben schon erwähnt, aus mesodermalem Gewebe entwickelt, besteht aus geschlossenen, kernreichen, blasigen Gebilden, welche auch fetthaltige Zellen einschliessen können. Im zweiten, am anderen Läppchenende liegenden Abschnitt trifft man sympathische Ganglienzellen, die mit ihrem Mutterboden, d. h. mit dem sympathischen Grenzstrang, durch zarte Nervenfäden zeitlebens in Verbindung bleiben.

Sie ziehen sich über das vordere Ende der Leydig'schen Drüse (vergl. den Urogenitalapparat) hinaus und verbinden sich weiter nach hinten so mit dieser und der eigentlichen Niere, dass sie leicht übersehen

1) Wie schon oben bemerkt, erheischen diese Vorgänge noch genauere Untersuchungen, denn die Angaben der verschiedenen Autoren lauten darüber bis jetzt noch sehr verschieden, ja widersprechen sich sogar zum Theil.

So fasst Gottschau die Marksubstanz bei Säugethieren nicht als eine nervöse, sondern als eine der Rinde ähnliche Masse auf, ja er scheint der Annahme zuzuneigen, dass sich die Marksubstanz geradezu aus der Rindenschicht entwickelt, dass also keine principiellen Unterschiede in der Genese beider existiren!

Er läugnet nicht das Vorkommen von nervösen Elementen in der Marksubstanz, allein er erklärt sie für so inconstant, dass man davon absehen müsse, sie als specifisch für dieselbe zu betrachten.

Jedenfalls erfolgt nach seinen Untersuchungen die Anlage derselben ungleich später als diejenige der Rindenschicht.

werden [1]). Gerade im Bereich der Leydig'schen Drüse und der eigentlichen Niere zeigen sie eine streng segmentale Anordnung, während sie nach vorne unregelmässig werden und mit einander confluirend die sogenannten Axillarherzen bilden (Semper).

Bei Teleostiern sind die Nebennieren nicht überall in klarer und überzeugender Weise nachgewiesen, wo dies aber der Fall ist, handelt es sich, wie früher schon angedeutet wurde, um Beziehungen zu der in lymphoides (adenoides) Gewebe umgewandelten Kopfniere [2]). In andern Fällen aber sind sie enge mit der Niere verbunden.

Bei Amphibien liegen sie entweder an der ventralen Seite der Niere (Anuren) oder an deren medialem Rand (Urodelen).

Bei den Amnioten stellt die Nebenniere jeder Seite, wie oben schon erwähnt, eine mehr einheitliche, in sich abgeschlossene Masse dar; während aber die Organe bei den Sauropsiden als ein goldgelbes, längliches, glattrandiges oder auch gelapptes Organ in unmittelbarer Nachbarschaft der keimbereitenden Drüsen getroffen werden, befinden sie sich bei Säugern in engster Verbindung mit den Nieren und diesen Lagebeziehungeu verdanken sie auch ihren Namen.

Ich kann dieses Capitel nicht abschliessen, ohne noch eines für die Nebennieren charakteristischen Umstandes Erwähnung gethan zu haben: ich meine ihren ausserordentlichen Blutreichthum. Die zahlreichen und verhältnissmässig starken Arterien stammen aus der Aorta, allein es handelt sich ausserdem noch um einen Pfortaderkreislauf. Derselbe ist nachgewiesen bei Amphibien und Reptilien und die zuführenden Venen stammen aus der Vena portarum renalis (Jakobson, Ecker, Braun).

Jener grosse Blutreichthum spricht für eine das ganze Leben andauernde wichtige physiologische Function der Nebennieren; worin aber letztere besteht, lässt sich bis jetzt durchaus nicht angeben und alle darüber aufgestellten Meinungen erheben sich nicht über den Werth von Hypothesen. Immerhin soll aber hier eine Beobachtung von Gottschau Erwähnung finden, die den Schluss erlaubt, dass jene Organe bei Säugern wenigstens zum Geschlechtsleben vielleicht in irgend welcher Beziehung stehen.

Die Nebennieren besitzen nämlich bei trächtigen Kaninchen ein weit kleineres Volumen, als bei nicht trächtigen und bei männlichen Thieren. Dabei zeigt sich die Rindensubstanz an ihrer Aussenzone verbreitert, an ihrer inneren dagegen vermindert und letzteres gilt auch für die Marksubstanz.

Ob die von Gottschau angenommene sekretorische Function der Nebennieren, wobei das Sekret in die Vena cava inferior hinein abfliessen soll, durch künftige Untersuchungen bestätigt werden wird, möchte ich bezweifeln.

Vergleichende Zusammenfassung der im vorigen Capitel über das Nervensystem gewonnenen Resultate.

Das dem äusseren Keimblatt entstammende Nervensystem bethätigt sein erstes Auftreten im werdenden Wirbelthierkörper durch eine in

1) Nach Semper werden sie durch Behandlung des Präparates mit Chromsäure sehr deutlich und heben sich dann von dem umgebenden helleren Gewebe besser ab.

2) Dies gilt nach W. Weldon auch für die Cyclostomen (Bdellostoma Forsteri).

der Längsaxe desselben verlaufende Furche oder Rinne (Neuralrinne). Dieselbe liegt rückenwärts, genau in der Medianlinie und verwandelt sich durch allmäliges Zusammenwachsen ihrer Ränder zu einer Röhre (Neural- oder Medullar-Röhre), deren Lumen später zu den Ventrikeln des Gehirns und zum Canalis centralis des Rückenmarkes wird. Frühe schon unterscheidet man an letzterer zwei Abschnitte, einen durch grösseres Volumen sich auszeichnenden vorderen und einen ungleich längeren, aber schlankeren hinteren. Aus ersterem entwickelt sich das Gehirn, an welchem, der bläschenförmigen Grundanlage entsprechend, anfangs drei und später fünf Theile unterscheidet; aus dem hinteren Abschnitt entsteht das Rückenmark. Gehirn und Rückenmark bezeichnet man zusammen als das centrale Nervensystem. Ihm gegenüber steht das periphere, welches wieder in zwei Unterabtheilungen, in das spinale resp. cerebrale und das sympathische zerfällt. Beide verdanken ihren Ursprung dem centralen, aus dem sie erst secundär (theils direct, theils indirect) hervorsprossen und das sie mit peripheren Organen und Organsystemen durch centripetale (sensible) und centrifugale (motorische) Bahnen in Verbindung setzen.

Von hohem Interesse ist es, dass zahlreiche und sichere Anhaltspunkte dafür existiren, dass sich das centrale Nervensystem aus einer gegliederten Urform im Laufe der Stammesgeschichte heraus entwickelt hat.

Das anfangs gleichmässig dicke Rückenmark erzeugt bei fortschreitender Entwicklung an den Stellen, wo sich die Centra für die austretenden Gliedmaassen-Nerven befinden, Anschwellungen, zeigt aber dabei, wie auch in seinem sonstigen Aufbau, wie z. B. in der histologischen Structur, dem Zerfall in verschiedene Stränge etc. durch die ganze Wirbelthier-Reihe hindurch ein ziemlich gleichmässiges Verhalten.

Dadurch steht es in schroffem Gegensatz zum Gehirn, das, wenn auch durchweg nach einem einheitlichen Grundplan construirt, doch bei den Haupttypen der Vertebraten in seinem einzelnen Ausbau eine ausserordentliche Verschiedenheit in morphologischer wie physiologischer Richtung zeigt.

Bei Cyclostomen, Teleostiern und einem Theil der Knochenganoiden bleibt jener Abschnitt, den man als das morphologische Substrat der geistigen Fähigkeiten, des Intellectes, bezeichnen muss, nämlich die Mantelzone des secundären Vorderhirns, auf tiefer embryonaler Stufe stehen, so dass man hier eine Psyche im Sinne höherer Vertebraten ausschliessen muss. Allein schon in der Reihe der Fische (Selachier) und Dipnoër erreicht jener Hirntheil eine verhältnissmässig hohe Entwicklungsstufe und diese steigert sich nun immer mehr, bis schliesslich beim Menschen die höchste Form erzielt wird.

Während das Gehirn der Amphibien noch viele Anklänge an das mancher Fische und der Dipnoër erkennen und sich von letzterem aus direct beurtheilen lässt, stellt dasjenige der Sauropsiden einer-, sowie der Säugethiere andrerseits bis zu einem gewissen Grade wenigstens je wieder einen in sich abgeschlossenen Entwicklungstypus dar. Dies macht sich vor Allem bei letzterem in ganz besonders prägnanter Weise bemerklich, da hier, ganz abgesehen von dem oben schon erwähnten Ueberwiegen der Hemisphären und deren Lagebeziehungen zu den übrigen Hirntheilen fast ganz unvermittelt hochwichtige neue Erwerbungen in die Erscheinung treten, wie der Balken, das

Gewölbe, der Pons, die Gyri und Sulci. Während sich hierin ein ungeheurer Fortschritt ausprägt, treten andere Hirnabschnitte, die bei niederen Vertebraten durch massige Entwicklung eine hervorragende Stellung eingenommen hatten, quantitativ wieder mehr in den Hintergrund, wie z. B. das Mittelhirn und die Medulla oblongata. Dahin gehört auch jener in physiologischer Beziehung noch so dunkle dorsale und ventrale Auswuchs des Zwischenhirns, die Epiphyse und Hypophyse.

Die Hüllmembranen des centralen Nervensystems sind die Dura und die Pia mater. Erstere hat die Bedeutung eines inneren Periostes beziehungsweise Perichondriums der Schädelkapsel, letztere dient dagegen für das Gehirn selbst als ernährende Gefässhaut. Bei höheren Vertebraten differenzirt sich letztere noch in eine zweite Haut, die man als Arachnoidea bezeichnet. Sie besteht aus einem zarten, maschigen, von Epithelien ausgekleideten Gewebe, welches den pericerebralen resp. perimedullaren Lymphraum durchsetzt.

Was nun die aus dem centralen Nervensystem entspringenden Nerven betrifft, so zerfallen sie nicht nur aus topographischen, sondern auch aus entwicklungsgeschichtlichen Gründen in die zwei grossen Abtheilungen der spinalen oder Rückenmarks- und der cerebralen oder Gehirnnerven. Wenn auch der Wirbelthier-Kopf phylogenetisch aus dem vordersten Rumpfabschnitt hervorgegangen ist, so erfuhr er doch schon in grauer Vorzeit eine Reihe tiefeingreifender Modificationen, bei deren Beurtheilung folgende Gesichtspunkte maassgebend sind.

Vor Allem war es das vordere Ende des centralen Nervensystems selbst, welches in Folge der im Bereich des Kopfes auftretenden höheren Sinnesorgane eine bedeutende Umbildung erfuhr und wie die Ontogenie heute noch zeigt, den ursprünglich mehr spinalen Character abstreifend, sich allmälig zu einem Gehirn differenzirte. In Folge davon ist eine directe Parallelisirung desselben mit dem Rückenmark a priori unmöglich und es liegt schon dadurch der Gedanke auch an eine Aenderung im Verhalten der Nervenursprünge sehr nahe. Dieselbe wird noch wahrscheinlicher in Erwägung des den ganzen Aufbau des Schädels tief beeinflussenden, an das Visceralskelet gebundenen Respirations-Apparates und der durchbrechenden Mundöffnung, wodurch sich das Leibesinnere mit der Aussenwelt in Verbindung setzt.

Kurz alle diese Factoren wirkten zusammen, um tiefgreifende morphologische Verschiedenheiten zwischen Gehirn- und Rückenmarksnerven durchzuführen.

Eine Sonderstellung nimmt das sympathische System ein, insofern es, erst secundär entstehend, als ein Abkömmling des spinalen Nervensystems und speciell der Spinalganglien erscheint. Es ist in Form zweier grosser seitlich von der Wirbelsäule liegender ganglienreicher Längsstämme angeordnet, von denen zahlreiche Aeste zu den Eingeweiden, zu den Blutgefässen und den Drüsen, also zu lauter Organen ausstrahlen, welche dem Willen nicht unterworfen sind. Bei den niedersten Vertebraten noch wenig deutlich vom spinalen System differenzirt, bildet es sich bei höheren Formen immer selbständiger heraus und gelangt zu hoher physiologischer Bedeutung.

Was endlich die Nebennieren betrifft, so handelt es sich bei ihnen um einen doppelten Ursprungsboden, nämlich um die Kopfniere (Anamnia) resp. das Keimepithel einer-, sowie um das sympathische Nervensystem andrerseits. Während nun bei den

Anamnia beide Gewebselemente keine näheren Beziehungen zu einander eingehen, verbinden sie sich bei den Amnioten, wie vor Allem bei den Säugethieren, zu einer einheitlichen Masse, an der man eine Rinden- und Markschicht unterscheiden kann. Ueberall wo Nebennieren auftreten — und dies ist unter Ausschluss des Amphioxus bei allen Vertebraten der Fall — sind sie ausnehmend stark vascularisirt. Dies lässt auf eine hohe physiologische Function derselben schliessen, worin letztere aber besteht, lässt sich vorderhand nicht entscheiden.

III. Sinnesorgane.

Die specifischen Endapparate der Sinnesorgane nehmen, wie das Nervensystem im Allgemeinen, ihren Ursprung aus dem äusseren Keimblatt, dem **„Sinnesblatt"**. Stets wird es sich also um die letzte Endigung der Sinnesnerven in Zellen von epithelialer Herkunft **(Neuroepithelien)** handeln, während mesodermale Elemente (z. B. als Hüll- und Stützmassen) erst secundär hinzutreten.

Die einzelnen Sinnesorgane, wie z. B. das Seh-, Geruchs-, Geschmacks- und Gehörorgan sind, wie dies später weiter auszuführen sein wird, als secundäre Differenzirungen eines diffusen Sinnes aufzufassen. Darauf weisen nicht nur viele Wirbellose, sondern auch zahlreiche genetische Thatsachen bei Fischen und Amphibien, sowie endlich das niederste Wirbelthier, der Amphioxus, hin.

Von den Cyclostomen an ist die Differenzirung bereits angebahnt und wir sehen von nun an die mit dem Seh-, Riech- und Höract betrauten Sinnesorgane durch die ganze Wirbelthier-Reihe hindurch strenge an den Kopf gebunden. Hier erscheinen sie in gewisse Buchten und Höhlungen des Schädels („Sinneskapseln") einbezogen (vergl. das Kopfskelet) und stehen dadurch in einem gewissen Gegensatz zu der zweiten, grossen Gruppe von Sinnesorganen, die das Tast- und Temperaturgefühl sowie andere Sinneseindrücke vermitteln. Diese lassen z. gr. Th. eine über die ganze Körperoberfläche sich erstreckende, also eine diffuse Verbreitung erkennen und zweitens bleiben sie im Bereich ihres locus nascendi, d. h. dem Ektoderm, zeitlebens verharren.

Bei den höheren Sinnesorganen hat man stets zweierlei Zellen zu unterscheiden, die jedoch genetisch unter einen und denselben Gesichtspunkt fallen. Zunächst handelt es sich um die eigentlichen, durch Nervenbahnen mit dem Centralorgan verbundenen stäbchenförmigen **Sinneszellen** und dann um **Stützzellen**, welch' letztere gewissermaassen als Füll- und Isolirungsmaterial dienen.

Das die Endorgane der höheren Sinnesapparate umgebende Medium muss stets ein feuchtes sein und da letzteres auch bei dem Hautsinn der Fische und der wasserbewohnenden Amphibien, der, wie wir bei der Entwicklung der Gehirnnerven gesehen haben, in engem Anschluss an die Kiemenlöcher, d. h. zuerst im Bereich des Kopfes entsteht, in Betracht kommt, so werden wir auch hier, bis zu einem gewissen Grade wenigstens, dieselben nervösen Endapparate erwarten dürfen.

Dies bestätigt sich denn auch, insofern wir auch hier stäbchenförmigen Sinneszellen begegnen, ohne dass jedoch der in letztere eintretende Nerv, wie dies bei den höheren Sinnesorganen stets der Fall ist, eine Ganglienzelle durchsetzt. Es handelt sich also hier um einen niedrigeren Differenzirungsgrad.

Wird das Wasserleben aufgegeben, steigen also die Thiere ans Land, so trocknen in der umgebenden Luft die obersten Epidermislagen aus und die nervösen Endorgane rücken unter gleichzeitiger Formänderung in die Tiefe.

Die stäbchenförmige Endzelle ist damit ein für allemal verschwunden und es handelt sich nur noch um zweierlei Arten der Nervenendigung, nämlich um **terminale Ganglienzellen** und um **freie Endigungen** (Fig. 278).

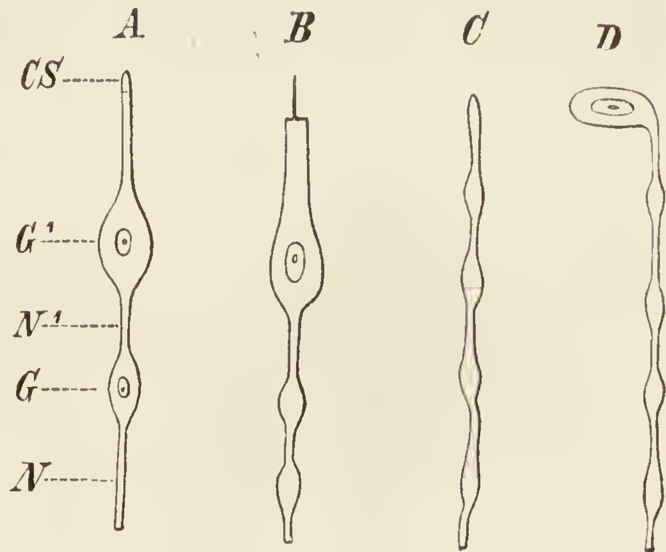


Fig. 278. *A* Letzte Endigung aller höheren Sinnesnerven, N^1 erster-, N zweiter Abschnitt der austretenden Nervenfaser, G zwischen beiden eingeschaltete Ganglienzelle, G^1 epitheliale Endzelle, *CS* cuticularer Aufsatz derselben. *B* Stäbchenförmige Endzelle eines Hautsinnesorganes bei Fischen und wasserbewohnenden Amphibien resp. Geschmackszelle. *C* freie-, *D* gangliöse Nervenendigung der Hautsinnesorgane terrestrischer Wirbelthiere. Alle Figuren schematisch, mit Zugrundelegung einer Abbildung von Merkel.

Hautsinn.

1) Stäbchenförmige Organe bei Fischen, Dipnoërn und Amphibien.

a) Nervenhügel[1]).

Was zunächst die Sinnesorgane des Amphioxus betrifft, so stehen sie, wie oben schon angedeutet, noch auf einer sehr niederen Stufe der Entwicklung.

Ueber die ganze Haut zerstreut, jedoch in der Kopfgegend weitaus am häufigsten auftretend, finden sich zwischen den gewöhnlichen, mit einem Cuticularsaum versehenen Cylinderzellen birn- oder auch mehr stäbchenförmige, ebenfalls mit einem Cuticularsaum versehene Zellen, in deren unteres Ende ein Nerv eintritt, während das obere Ende in ein starres, frei ins Wasser hinausragendes Haar ausläuft. Diese Zellen, die, was ihre oben geschilderten Formen anbetrifft, ganz allmälig in einander übergehen, stehen hie und da unmittelbar neben einander, ohne also durch eine Cylinderzelle von einander getrennt zu sein; über ihre Lagerung am Körper bestehen keine allgemeinen Gesetze, doch kann man sagen, dass sie sich auf den grossen Epidermispapillen der Cirrhen und an dem die Mundöffnung gegen die Kiemenhöhle abgrenzenden Velum zu Gruppen vereinigen und hier den ersten Anfang von Nervenendorganen darstellen. Die Zellen am Velum setzen sich ungleich deutlicher von der Umgebung ab, als diejenigen der Cirrhen. Ihre oberen Enden convergiren gegen die Spitze des Hügels, der wie von einem Pinsel besetzt erscheint.

Von einem directen Anschluss jener Organe an die Hautsinnes-Apparate der übrigen Fische kann keine Rede sein.

---

1) Ob gewisse, von Eisig bei Chaetopoden nachgewiesene Sinnes-Organe mit den Nervenhügeln der Vertebraten in Parallele gesetzt werden dürfen, ist neuerdings wieder zweifelhaft geworden (vergl. die Arbeit von Beard über die Kiemensinnes-Organe).

Zu den letzteren mich wendend, bemerke ich zunächst, dass sie schon in den fünfziger Jahren von Leydig bei Fischen und von F. E. Schulze später an Amphibienlarven nachgewiesen wurden. Stets handelt es sich um centrale, in meilerartiger Anordnung liegende, sowie um periphere, mantelartig darum gruppirte Zellen. Erstere, von kegelförmiger Gestalt, stehen mit Nervenfasern im Zusammenhang, tragen an ihrem freien Ende ein starres, cuticulares Haar und sind als die eigentlichen Sinneszellen aufzufassen (Fig. 279, *CZ*). Die andern (*MZ*, *MZ*¹) fungiren nur als Stützmaterial und sind platter, bandförmig (Fig. 279 *MZ*, 282 *a*, *b*, *c*).

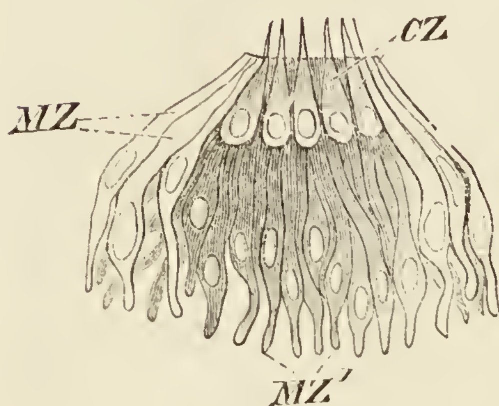


Fig. 279.

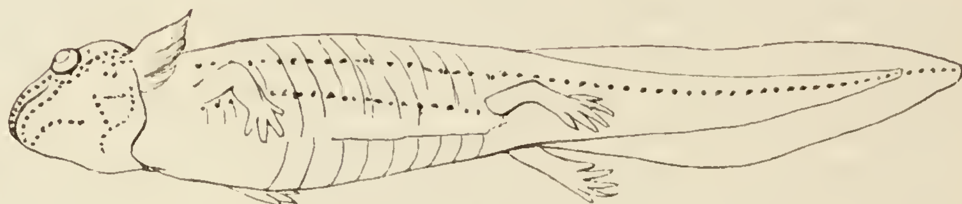


Fig. 280.

Fig. 279. Freistehender Nervenhügel, durchschnitten. Die cuticulare Röhre und die umgebenden Epidermiszellen sind weggelassen, *CZ* Centrale (Sinnes-) Zellen, *MZ*, *MZ*¹ Mantelzellen.

Fig. 280. Vertheilung der Seitenorgane einer Salamander-Larve. Nach Malbrane.

Falls diese Organe frei auf der äusseren Haut sitzen — und dies ist in embryonaler Zeit immer der Fall —, so erhebt sich auf ihrer Kuppe eine schützende, zarte, hyaline Röhre, in welche die Endborsten

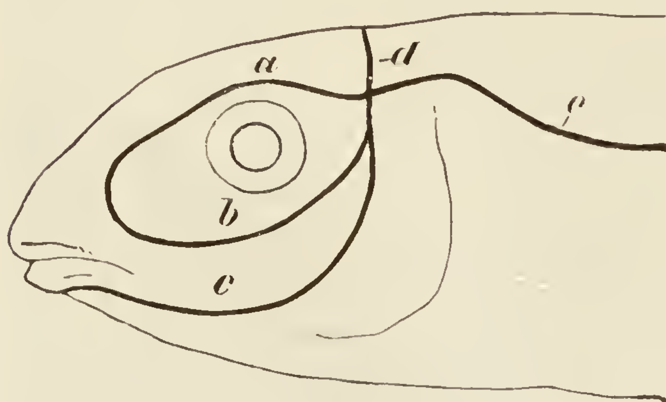


Fig. 281.

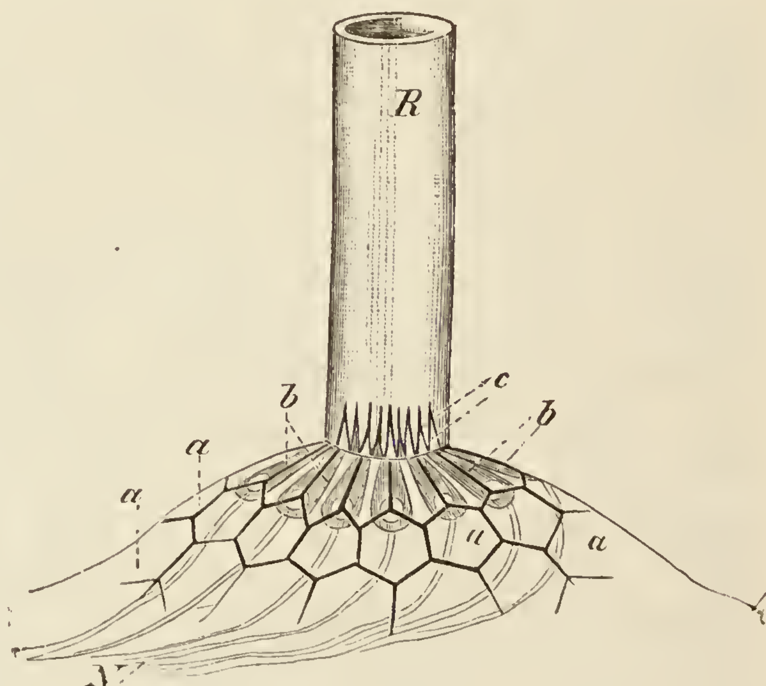


Fig. 282.

Fig. 281. Vertheilung des Seitencanalsystems bei Fischen. Schema. *a* Supra-, *b* infraorbitaler, *c* mandibularer, *d* occipitaler, *e* lateraler, seitlich am Rumpf verlaufender Zug.

Fig. 282. Nervenhügel eines Urodelen, halbschematisch. *a*, *a* Zellen der Epidermis, durch welche die Neuro-Epithelien *b*, *b* durchschimmern, *c* deren Endborsten. (Die peripheren Mantelzellen sind nicht abgebildet), *R* die hyaline Röhre, *N* der zutretende Nerv.

der Sinneszellen eintauchen und welche sich an ihrem freien Ende gegen das umgebende Wasser hinaus öffnet (Fig. 282, *R*).

Während nun diese Organe bei wasserbewohnenden Amphibien, d. h. also bei Perennibranchiaten, Derotremen, sowie bei den Larven der Urodelen, Gymnophionen und Anuren, ihre periphere, freie Lage im Niveau der äusseren Haut zeitlebens beibehalten [1]), können sie bei Fischen in postembryonaler Zeit in Rinnen oder auch in vollständige Canäle eingeschlossen werden, die entweder nur von der Epidermis, oder, was viel häufiger der Fall ist, von den Schuppen und den Kopfknochen gebildet werden und sich von Stelle zu Stelle nach aussen öffnen. Dadurch erhalten sie eine geschützte Lage und die obgenannte hyaline Röhre geräth in Wegfall.

Bei Selachiern bilden die Nervenhügel in den Canälen eine fast continuirliche, nur selten durchbrochene Leiste („linearer Nervenkopf" Leydig), die an den nervenführenden Stellen anschwillt und stets in der Längsaxe des Canales gelegen ist. An der Innenwand des Canales finden sich schleimproducirende Becherzellen, so dass die frühere Auffassung dieser Organe als „Schleimcanäle" immerhin eine gewisse Berechtigung besitzt. Freistehende Nervenhügel gewöhnlicher Art kommen bei Rochen und Ganoiden nicht vor und auch bei Selachiern und Petromyzonten spielen sie nur eine untergeordnete Rolle, dagegen erscheinen sie bei Ganoiden und Selachiern unter der zweiten Form, d. h. in reich verzweigte Canäle eingeschlossen (**Seitencanalsystem**), in vollster Ausbildung. Dazu kommen aber noch besondere Modificationen der Nervenhügel, die wir später bei Selachiern unter dem Namen der Ampullen, bei Ganoiden unter demjenigen der Nervensäckchen kennen lernen werden. Bei Rochen finden sich nur Ampullen.

Die eigentlichen Nervenhügel finden sich über den ganzen Körper zerstreut, doch lassen sich, abgesehen von den Rochen, wo eine vielfache Verästelung über den ganzen Körper hin stattfindet, bei allen anderen Fischen gewisse, mit grosser Constanz auftretende Hauptzüge unterscheiden. Meist trifft man nämlich auf jeder Seite des Rumpfes eine vom Schwanz bis zur Hinterhauptsgegend verlaufende, einfache oder mehrfache (eine obere und untere Linie, **Seitenlinie**), die nach verschiedenen Richtungen Zweige abgiebt [2]). Am Schädel angekommen,

---

1) Von dem Zeitpunkt an, wo die Amphibien das Wasserleben aufgeben (Larvenmetamorphose), sinken die betr. Sinnesorgane in die tieferen Lagen der Haut herab und werden dadurch, dass die Epidermis über ihnen zusammenwächst, von der Aussenwelt abgeschlossen und gehen eine Rückbildung ein, die sich auch auf den Nervus lateralis erstreckt. Nach andern Autoren würden sie durch eine Röhre mit der freien Hautfläche in Verbindung, d. h. geöffnet bleiben.

2) Eine dreifache Seitenlinie, wobei die mittlere stets als die typische Hauptlinie aufzufassen ist, findet sich bei Proteus sowie bei allen Anuren- und Urodelenlarven. Die segmentale Anordnung der Organe lässt sich dabei in frühen Embryonalstadien sehr schön nachweisen, bei älteren Thieren kommt aber nicht nur je ein Organ, sondern fast immer eine ganze Gruppe von solchen auf ein Körpersegment (Malbranc). Der Kopf, namentlich die Kiefer- und Orbitalgegend, sind wie besät damit.

Wie bei Fischen, so findet auch hier das ganze Leben hindurch ein Regenerationsvorgang der Seitenorgane statt und zwar durch Theilung, welche activ durch das Organ selbst erfolgt, so dass man stets Organe von sehr verschiedener Entwicklungsstufe antrifft.

Nach Kölliker finden sich am ganzen Schwanze der verschiedensten Anurenlarven (Rana escul. und fusca, Hyla und Bufo spec.?) eine ungeheure Zahl sogenannter „Stiftchenzellen" (Kölliker). Dieselben besitzen eine Birnform, kehren das aufgetriebene Ende nach abwärts gegen das Corium resp. gegen die tieferen Lagen der Epidermiszellen. Das

setzen sich beide Längszüge durch einen dorsalen Querast in Verbindung, während die ursprüngliche Richtung jederseits gegen das Auge fortgesetzt wird (Fig. 281). Letzteres wird meist ringförmig umgriffen und von hier aus laufen die Züge nach vorne zur Umgebung der Nase und Schnauze. Vorher aber, und zwar noch hinter dem Auge, geht ein starker Seitenzweig entlang der Praeopercularegegend hinab zum Unterkiefer, wo er bis zu dessen Vorderende verläuft.

Man sieht also, dass die Nervenhügel am Kopf besonders reichlich vertreten sind, und dies kann auch nicht befremden, wenn man bedenkt, dass im Kampf ums Dasein der Kopf sich stets im Vordertreffen befindet. Er muss demgemäss in jeder Richtung besonders günstig ausgerüstet sein.

Die entlang der Rumpfseite angeordneten Organe zeigen eine regelmässige, metamere Anordnung und zwar so, dass auf jedes Körpersegment entweder je ein Nervenhügel (die meisten Selachier) oder eine ganze Gruppe von solchen kommt (Solger). Letzteres ist z. B. der Fall bei Cobitis fossilis.

Zwischen je zwei Gruppen unterscheidet man einen Streifen modificirten Oberhaut-Epithels (Cobitis fossilis, Forellen-Embryonen), ausserdem aber, wie z. B. bei Lota fluviatilis (juv.) und Acerina cernua, noch marklose, von kernführender, Schwann'scher Scheide umschlossene Nervenfasern, welche die einzelnen Nervenhügel resp. Nervenhügelgruppen commissurartig in Verbindung setzen, so dass also isolirt wirkende Reize gleichzeitig grössere Reihen derselben in Mitleidenschaft ziehen und die Empfindlichkeit des ganzen Apparates dadurch wesentlich erhöhen (Solger).

Die Nervenhügel des Kopfes liegen im Gebiet des Trigeminus, diejenigen des Rumpfes in dem des Vagus [1]), d. h. in jenem Ast desselben, den wir oben schon unter dem Namen des Seitennerven kennen gelernt haben. Ebendaselbst (vergl. die Anmerkung auf pag. 332) wurde auch eine eingehendere Schilderung der hierbei in Betracht kommenden genetischen Verhältnisse gegeben [2]).

Ich habe oben schon bemerkt, dass man, wie dies z. B. bei Petromyzon und Cobitis fossilis der Fall ist, freiliegende Nervenhügel und solche, die sich unter dem Integument in Rinnen oder Canäle zurückziehen, unterscheiden kann und es ist jetzt an der Zeit, die Entstehung der letzteren etwas näher ins Auge zu fassen.

Nach den schönen Untersuchungen Solger's entstehen die Canäle der Selachier als anfangs solide Wucherungen des Epithels in das Corium hinein und diese höhlen sich erst secundär aus und erleiden seitliche Unterbrechungen. Die Canäle der Knochenfische dagegen und wahrschein-

---

verschmälerte Ende, welches auf der freien Fläche 1—3 minimale Stiftchen trägt, wird von den darüber liegenden polygonalen Oberhautzellen derartig bedeckt, dass stets eine Lücke frei bleibt, durch die die Stiftchen heraustreten können. Am stumpfen Ende scheinen feine Nerven in je eine Zelle einzutreten. K. drückt sich darüber noch vorsichtig aus. Bei Rana esculenta bestimmte Kölliker die Zahl dieser einzelligen Sinnesorgane auf 79 pro Quadratmillimeter und nimmt man die Fläche des ganzen Schwanzes einer grösseren Larve zu 144 Quadratmillimeter an, so ergibt sich die Zahl von 22,740 Stiftchenzellen. — Diese Sinneszellen sitzen selbst manchmal auf den Organen der Seitenlinie. Auch am dorsalen Flossensaum des Rumpfes kommen sie vor.

1) Beim Aal, Gymnotus und Ceratodus stellt ein Ast des N. facialis den Nervus lateralis dar.

2) Bei Selachiern liegt der Seitennerv nach vollendeter Entwicklung weit von den Seitenorganen entfernt, in der Tiefe der Rumpfmuskulatur, neben der Wirbelsäule und schickt je einen Ast durch die Ligamenta intermuscularia zu dem Seitencanale.

lich auch die Halbcanäle der Holocephalen — letztere besitzen nämlich nur solche — entstehen als rinnenartige Einsenkungen beider Hauptschichten des Integumentes, deren Ränder dann secundär bis auf gewisse, offen bleibende Lücken miteinander verwachsen (Teleostier) oder getrennt bleiben (Holocephalen). Letzteres gilt, da freistehende Nervenhügel ja das Ursprüngliche sind und andrerseits bei Selachiern auch noch Spuren von Halbrinnen getroffen werden, als das primäre Verhalten. Im späteren Leben können sich in den Halbrinnen der Holocephalen Halbringe entwickeln aus Kalkknorpel, die, dicht hinter einander liegend, an den Bau der Trachea erinnern und als Stützelemente fungiren (Leydig).

Was die Ausbildung des Seitencanalsystems der erwachsenen Teleostier anbelangt, so unterliegt dieselbe je nach verschiedenen Gruppen den grössten Variationen. So treffen wir z. B. bei Stichlingen die Seitenlinie nur an einer beschränkten Körperstelle, die sich entweder am Kopf oder am Schwanz befindet, zum Canal geschlossen, während auf dem übrigen Körper die Nervenhügel ohne weitere Aenderung bestehen bleiben.

Noch weiter fortgeschritten ist der Verschluss des Seitencanales bei Esox lucius und Mugil cephalus; hier haben sich alle Organe theils in Canäle (Kopf), theils in Furchen der Schuppen (Rumpf) zurückgezogen. Bei Mugil cephalus sind fast sämmtliche Schuppen des Körpers mit Nerven-Apparaten versehen und stets finden sich die Hügel da, wo eine Schuppe unter der andern hervorkommt (Merkel). Sehr weite Kopfcanäle besitzt der Barsch und Lepidoleprus; bei letzterem werden die umliegenden Nervenhügel 4—5 Mm. lang (Leydig). Da die Canäle nicht geschlossen sind, sondern sich von Stelle zu Stelle nach aussen öffnen, so kann das eindringende Wasser mit den nervösen Endapparaten in directen Contact treten.

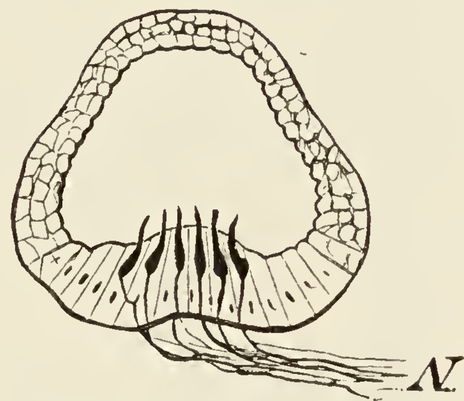


Fig. 283 Durchschnitt durch den Seitencanal eines Teleostiers, halbschematisch. *N* der zutretende Nerv.

Ceratodus und Protopterus besitzen eine deutliche, am Rumpf einfache, am Kopf ähnlich wie bei Chimära verzweigte Seitenlinie, und zwar betheiligen sich dabei die Schuppen, die wie bei Teleostiern durchbohrt sind.

Während das ganz in knöcherne Stützen, d. h. hauptsächlich ins Hautskelet eingesenkte Seitencanalsystem der Ganoiden nach Bau und Verlauf von demjenigen der Teleostier nicht abweicht, kommen bei denselben, wie oben bemerkt, Nervenhügel gewöhnlicher Art nicht vor. An ihrer Stelle, d. h. da, wo die nicht zur Seitenlinie gehörigen, selbständigen Nervenhügel der Teleostier zu suchen wären, liegen im Bereiche des Kopfes die von Leydig entdeckten sogenannten **Nervensäckchen**[1]). Sie sind klein, kaum über 1 Mm. gross und sitzen besonders zahlreich an der Unterfläche der Schnauze, um die Augen, das Hinterhaupt und den Kiemendeckel herum. In der Form ihrer histologischen Elemente schliessen sie sich enger an die Ampullen der Selachier, als an die Nervenhügel

1) Wie es scheint, finden sich ganz ähnliche Bildungen auch bei einem amerikanischen Siluroiden, nämlich bei Amiurus catus. Sie stehen hier in Verbindung mit einem das Corium durchziehenden Canalsystem (R. Wright).

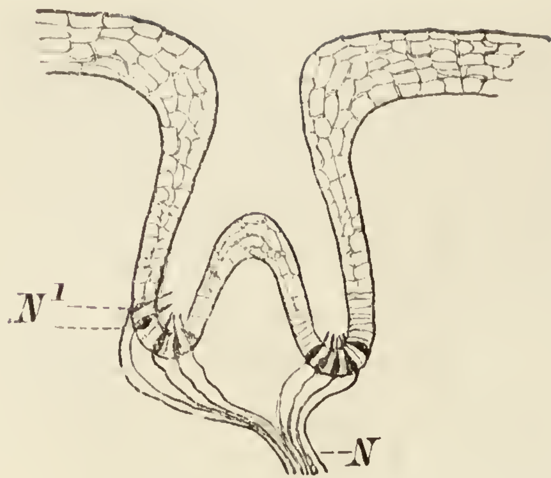
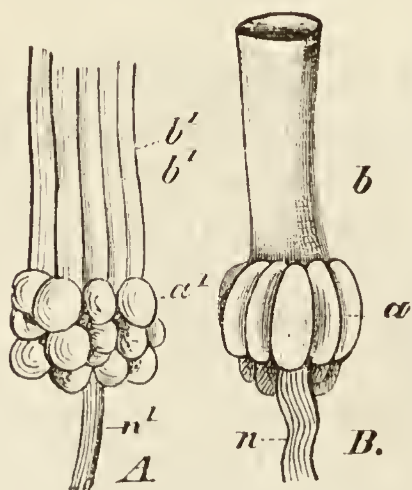


Fig. 284. Nervensäckchen eines Ganoiden, halbschematisch. N der zutretende Nerv. N^1 die Nerven-Endapparate (Vergl. den Text).

der Teleostier an. Das Epithel der Haut senkt sich zu einem Säckchen ein, in dessen Innerem das geschichtete Plattenepithel zu einem einfachen, mit einem Cuticularsaum versehenen Cylinderepithel wird (Fig. 284). Zwischen den Cylinderzellen finden sich die ganz gleich wie bei Teleostiern gestalteten haartragenden Sinneszellen, nur stehen sie viel dichter als dort, sind kürzer, gedrungener und laufen nach oben sehr spitz zu. Unter jedem Säckchen findet sich ein gallerterfüllter, subcutaner Hohlraum (Merkel).

Endlich noch ein Wort über die Nervenampullen der Selachier. Es handelt sich um kleine, in der Kopfhaut liegende Röhrchen mit einem ampullenartig erweiterten unteren und einem verjüngten oberen Ende, welches sich frei gegen das Wasser heraus öffnet. Die ampullenartigen Erweiterungen haben bei Rochen und Haien, je nach verschiedenen Arten, characteristische Formverschiedenheiten. Die einfachsten Ampullen, ohne äussere Aussackungen, besitzt Squatina und Torpedo marmorata; bei andern Selachiern finden sich meistens acht länglich ovale Aussackungen oder trifft man letztere in traubenartiger Anordnung, wie z. B. bei Spinax acanthias und Hexanchus (Fig. 285). Im letzteren Falle sieht man dann aus der Ampulle nicht nur ein, sondern mehrere von einander getrennte (9—12 bei Hexanchus) Röhren, wovon jede einem Säckchen entspricht, hervorgehen (Leydig). Die aus Bindegewebe bestehende Wand aller dieser Gebilde springt in der Gegend der ampullenartigen Erweiterung mehrfach gegen das Lumen herein und erzeugt so radienartige Septa, welche sich im Inneren, in der sogenannten Centralplatte vereinigen (Fig. 286, *A*). Die zwischen den Septa liegenden Fächer resp. der ganze Binnenraum der Ampulle wird durch Gallerte ausgespannt erhalten. Die von unten in die Ampulle eintretenden Gefässe und Nervenfasern, welche vom Trigeminus stammen, steigen durch die Centralplatte empor, also in der



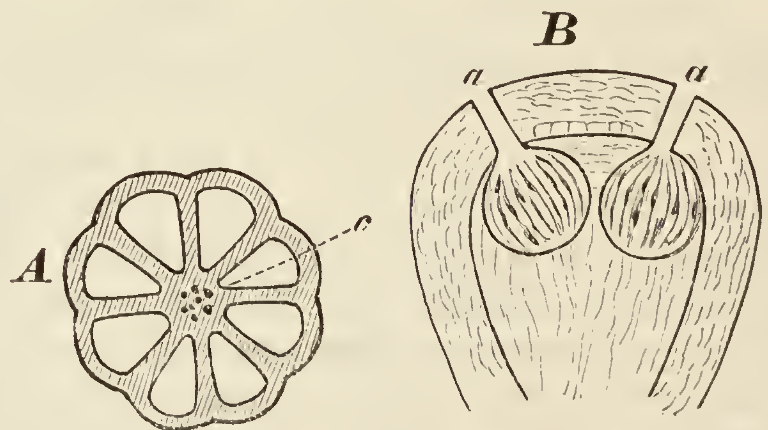


Fig. 285. Fig. 286.

Fig. 285. Gallertröhren von Selachiern. *A* Traubenförmige Ampullen (a^1) mit mehrfachen Röhren (b^1, b^1), n^1 der zutretende Nerv, *B* mit länglich-ovalen Aussackungen der Ampullen (a) und einfacher Röhre (b). n der zutretende Nerv.

Fig. 286. *A* Querschnitt durch die Ampulle eines Selachiers, in deren Centrum die aufsteigenden Nerven bei c sichtbar sind. *B* Papilla fungiformis aus der Säugethierzunge, mit zwei Endknospen (a, a).

Längsachse des Organs, und strahlen von hier aus, dem Laufe der Septa folgend, in die Wand der Aussackungen hinein, wo sie einen Plexus bilden.

Nerven und Gefässe beschränken sich auf die Ampulle und gehen nicht in die Röhre, welch' letztere nur von jener homogenen Gallerte erfüllt ist.

Die letzten Nervenenden liegen auch hier in den bekannten birnförmigen Zellen mit Haaren, welche ins Innere des Säckchens hineinragen und dabei eine von dem Cuticularsaum der pyramidenförmigen Stützzellen gelieferte Membrana limitans durchsetzen. Ausser diesen beiden Zellenarten finden sich noch grosse Cylinderzellen in den Ampullen. Dieselben sitzen der Centralplatte auf und besitzen einen in einen spitzen Dorn oder in einen stumpfen Zacken sich ausziehenden Cuticularsaum. Sie setzen sich in das Epithel der Gallertröhre fort und sind nicht nervöser Natur (Merkel).

Die Nervenampullen der Selachier und Rochen beschränken sich auf den Kopf und sitzen vorzüglich im Bereich der Schnauze, entweder einzeln, reihenweise hinter einander liegend, oder zu Gruppen vereinigt. Sie sind dabei eingeschlossen in ein knorpelartig hartes Gewebe oder in ein von elastischen und fibrösen Strängen gebildetes subcutanes Netzwerk, dessen Maschen von heller Gallerte erfüllt sind. Ihre Zahl mag bei Chimära etwa 300 betragen, die weitaus grösste Zahl besitzt aber der Hammerhai (Leydig).

Bei Rochen, wo die Röhren grösser sind als bei Selachiern, sind ihre Mündungen auf der äusseren Haut viel leichter aufzufinden, als bei Selachiern, wo sie oft nur wie feine Nadelstiche erscheinen; doch kommen auch Ausnahmen vor.

Als Anhang an diese Sinnesorgane der Fische mögen gewisse, in der Haut der Myxinoiden vorkommende Bläschen figuriren. Sie liegen, von einer Muskelhaut umgeben (Fig. 198, 199), an der Seite des Rumpfes und enthalten zahlreiche ovale Körperchen, die aus einem in unzähligen Windungen aufgewickelten, klebrigen Faden bestehen.

In dieselbe Kategorie gehören vielleicht die von Leydig in der Haut von Pelobates fuscus, Bombinator igneus und von Hyla-Larven entdeckten Bläschen.

Ueber die physiologische Function dieser Gebilde lässt sich vorderhand nichts Sicheres behaupten und es muss künftigen Untersuchungen überlassen werden, zu entscheiden, ob Leydig Recht hat, wenn er sie in eine Reihe mit den Byssusfäden und Nesselzellen gewisser Wirbellosen setzt („Byssuszellen" Leydig).

2) Nervenhügel und Seitenlinie bei den Amphibien.

Was nun die Wirkungsweise der Nervenhügel und ihre verschiedenen Modificationen bei Fischen und Amphibien anbelangt, so kann ich füglich absehen von einer Erörterung der von den verschiedensten Seiten darüber aufgestellten Hypothesen. Mit voller Sicherheit lässt sich darüber nichts behaupten, die grösste Wahrscheinlichkeit hat jedoch die von Merkel aufgestellte Ansicht, nach welcher es sich keinesfalls um einen chemischen, sondern nur um einen mechanischen Reiz (Erschütterung des umgebenden Wassers?) handeln kann.

Wir hätten also Tastorgane vor uns, die in besonderer Weise modificirt sind und die von jedem Gegenstand, mit welchem sie in Berührung kommen, einen adäquaten Reiz erhalten. Dieser wird dann entweder mittelst der oben erwähnten Nervencommissuren oder auch nur mittelst der stets in den Röhren befindlichen schleimigen Gallerte auf benachbarte Organe übertragen und hier in Nervenschwingung umgesetzt. Dies gilt in gleicher Weise für die Gallertröhren, Ampullen der Selachier, für die Säckchen des Störs, sowie für alle in die Tiefe zurückgezogenen Nervenhügel und -Leisten sämmtlicher Fische. In welcher Weise dieses Gefühl zur Perception kommt, ist natürlich nicht zu eruiren.

Von festen Körpern ausgehende Reize können selbstverständlich nur von Amphibien und solchen Fischen percipirt werden, die freistehende Nervenhügel besitzen [1]).

b. Endknospen und Stäbchenzellen.

1) Fische.

Früher wurden diese Organe mit den Seitenorganen zusammengeworfen, was aber hinsichtlich der zwischen beiden herrschenden histologischen Differenzen durchaus nicht zu rechtfertigen ist.

Während die Nervenhügel bestrebt sind, sich in die Tiefe zurückzuziehen, ragen die Endknospen meist kuppenartig über das Niveau der Epidermis empor. Sie zeigen viel geringere Formverschiedenheiten als die Nervenhügel, doch findet man immerhin weniger vollkommene Formen (Petromyzon), die sich bei höheren Fischgruppen (Plagiostomen) immer deutlicher von der Umgebung abgrenzen und sich allmälig bis zu den vollkommenen Knospen (Ganoiden, Teleostier) entwickeln (Merkel), allwo sie die weiteste Verbreitung besitzen.

Man kann nie von einer bestimmten Anordnung in Reihen oder Gruppen reden, sondern sie finden sich über den ganzen Fischkörper hin regellos zerstreut. Nach hinten zu ist eine, wenn auch sehr allmälige Abnahme derselben zu bemerken, während andere Stellen, wie die Lippen, Lippenfalten, Barteln, Flossen, sowie die Mundhöhle bis zum Beginn des Oesophagus besonders bevorzugt sind.

In manchen Fällen, z. B. bei Syngnathus, fehlen die Endknospen ausserhalb der Mundhöhle gänzlich und wieder bei anderen Fischen werden sie auch dort vermisst. In diesem Fall treten dann Nervenhügel für sie ein.

Ihre feinere Structur, die zum erstenmal F. E. Schulze scharf und präcis, namentlich auch mit Bezug auf die Differenzpunkte mit den Seitenorganen, hervorgehoben hat, gestaltet sich folgendermaassen.

Wie bei den Nervenhügeln, so unterscheidet man auch bei den fertigen Endknospen einen centralen und einen als Stützorgan functionirenden Manteltheil. Während aber die borstentragenden, centralen Neuro-Epithelien dort eine kurze Birn- oder Keulenform besitzen, zeigen sie hier eine den Mantelzellen vollkommen gleiche

---

1) Nach Mayser und Emery handelt es sich bei diesen Organen um ein weit über die Körperfläche ausgebreitetes accessorisches Gehörorgan, „dessen Funktionen, wenn sie auch nicht gerade schallempfindender Natur sind, doch in den Bereich des Gehörsinnes fallen“. Mayser basirt dies auf die, zum Gehörcentrum des Gehirns in nächstem Connex stehenden Ursprünge der versorgenden Nervenbahnen.

Länge, d. h. sie erstrecken sich durch das ganze Organ hindurch. Letzteres besitzt keine Contractilität und keine Höhle im Innern, sondern ist solid, so dass der Name „becherförmige Organe“ durchaus zu verwerfen ist. Bei Petromyzonten und den meisten Selachiern stehen, wie oben schon angedeutet, die Organe noch auf primitiverer Stufe der Entwicklung und stellen nur mehr oder weniger dicht zusammenliegende und wohl auch isolirte (Petromyzon) Stäbchenzellen dar.

Die Endknospen können, was im Allgemeinen als Regel gilt, auf einer Haut-Papille oder auch auf dem Grund einer Epidermis-Einsenkung liegen.

2) Amphibien.

Von hier an durch alle höheren Thierklassen hindurch beschränken sich die Endknospen in ihrer Verbreitung auf die Mundhöhle und kommen ausserhalb derselben nicht mehr vor. In ihrer Structur von den gleichnamigen Organen der Fische nicht verschieden, sitzen sie bei Dipnoërn, Amphibien und Amphibienlarven auf Papillen über das ganze Cavum oris vertheilt bis gegen den Eingang des Oesophagus hin. Während die Organe bei Larven mehr tonnen- oder keulenförmig sind, tritt bei erwachsenen Anuren eine bedeutende Verbreiterung derselben ein, so dass man statt von Endknospen hier von Endscheiben sprechen kann (Merkel). Sie stehen am Gaumen und auf der Zunge und hier liegen sie auf dem Gipfel der Papillae fungiformes, am zahlreichsten aber liegen sie rings um die Zähne des Vomers. Ihre Mantelzellen ermangeln der Flimmerhaare.

3) Reptilien.

Die histologische Structur der Organe bleibt dieselbe, auch ist ihr Vorkommen, wie bei Amphibien, auf die Mundhöhle beschränkt, allein ihre Verbreitung in derselben erleidet insofern eine wichtige Abänderung, als sie nicht mehr über den ganzen Raum der Mundhöhle zerstreut vorkommen, sondern sich an bestimmte Stellen gebunden zeigen. Dies bei den Sauriern und Scinken beobachtete Verhalten leitet zu den Säugern hinüber, während wir andrerseits den gänzlichen Mangel der Endknospen bei der Ringelnatter und bei den Vögeln repetirt sehen. Beide besitzen in der Mundhöhle nur Tastkörperchen und die stäbchenförmigen Nervenendigungen sind hier verschwunden (Merkel).

Was die Vertheilung der Endknospen in der Mundhöhle der Lacertilier und Scinke anbelangt, so trifft man je zwei Längsreihen medianwärts vom Oberkiefer, ferner je eine Reihe an der medialen Seite des Unterkiefers, auf dem Tuberculum palatinum und der Zunge.

Eine ähnliche Anordnung zeigen sie bei den Schildkröten; jedoch stehen sie hier auf hohen, zottenartigen Papillen, welche den Sauriern fehlen. Hier wie dort sind sie durch eine Lage geschichteten Plattenepithels von dem allgemeinen Flimmerepithel der Mundhöhle isolirt.

4) Säugethiere und Mensch.

Standort für die Endknospen ist auch hier die Mund- und Rachenhöhle. Sie finden sich am weichen Gaumen, am Kehldeckel bis in den Larynx hinein (Mensch), am constantesten und zahlreichsten aber auf der Zunge. Hier sitzen sie im Bereich der Papillae vallatae, fungiformes, sowie an der seitlich am hinteren Zungenrand sitzenden Papilla foliata. Auf den Papillae filiformes und den übrigen Theilen der Zunge existiren sie nicht.

Während die Papillae fungiformes, auf deren Gipfel die Endknospen sitzen, entweder einfach cylindrisch oder keulenförmig aufgetrieben sind, sind die Papillae vallatae von einem, in der Tiefe allerdings sehr wechselnden, Ringgraben umgeben, in dessen Grund die Endknospen eingebettet sind. Doch sitzen sie auch, wenn auch spärlicher, an der Papille selbst, welche sich entweder über das Zungenniveau erhebt oder letzteres lange nicht erreicht. Die Endknospen der Säugethiere, welche in ihrem Bau mit denjenigen der übrigen Wirbelthiere principiell übereinstimmen, sind entweder keulenförmig oder elliptisch; nicht immer erreichen sie das Niveau der Epidermis, sondern communiciren mittelst eines röhrenförmigen Canales mit der Oberfläche.

Was nun die Function der Endknospen anbelangt, so muss man dieselben, die Gleichartigkeit ihres Baues durch alle Thierklassen hindurch im Auge behaltend, als **Geschmacksorgane** auffassen.

Bei Fischen noch über den ganzen Körper hin in diffuser Verbreitung und hier vielleicht auch noch als Tastorgane wirkend, localisiren sich die Organe, wie schon wiederholt betont wurde, von den Dipnoërn an strenge in der Mundhöhle. Zugleich ziehen sie sich in die Tiefe zurück und sind so nicht mehr durch feste Substanzen erreichbar, sondern nur noch durch Flüssigkeitsströme.

c. Tastzellen und Tastkörperchen. (Terminale Ganglienzellen).

Während die bis jetzt betrachteten, mehr oder weniger cylindrischen Endorgane der sensiblen Nerven die Oberfläche der Epidermis stets, sei es direkt oder indirekt, erreichen, ist dies bei den rundlichen, platten- oder kuchenartigen Tastzellen nicht der Fall; auch entbehren sie der charakteristischen Stützzellen.

Was ihre Verbreitung durch die ganze Reihe der Wirbelthiere betrifft, so verhält sie sich gerade umgekehrt, wie die der bisher betrachteten nervösen Endorgane. Ja man könnte beinahe behaupten, dass sich beide Endigungsweisen gegenseitig ausschliessen; denn dieselbe grosse Rolle, welche die Nervenhügel mit allen ihren Modificationen bei den wasserbewohnenden Thieren zu spielen berufen sind, fällt bei den luftlebenden Thieren den Tastzellen und Tastkörperchen zu.

Bei Fischen und geschwänzten Amphibien sind dieselben nicht nachgewiesen, wohl aber bei

Anuren,

wo sich die Tastzellen zu ganzen Gruppen (Tastflecken), noch nicht aber zu eigentlichen Körperchen vereinigen. Weit über den

ganzen Körper zerstreut, finden sie sich vorzugsweise auf der ganzen Dorsalfläche und am zahlreichsten an den hinteren Extremitäten. Hier treten sie auch an der Fusssohle auf, während sie sich an der Vorderextremität nur bis zum Anfang des Oberarms erstrecken. Von der Epidermis werden die Flecke geschieden durch die äusserste, ziemlich homogene Schicht der Cutis.

Die grösseren Zellengruppen stehen auf minimalen Hautwärzchen (Fig. 287), die kleinen bedingen keine Niveauveränderung der Epidermis. Die einzelnen Zellen sind blasse, glatte Scheiben, deren Breitseite mit der Ebene der Haut parallel liegt; sie sind durch spärliches Bindegewebe von einander getrennt; eine eigentliche Umhüllungsmembran fehlt durchaus. Zu jeder Zelle tritt ein Nerv (Merkel).

Die Papillen der Daumendrüse enthalten keine Nerven.

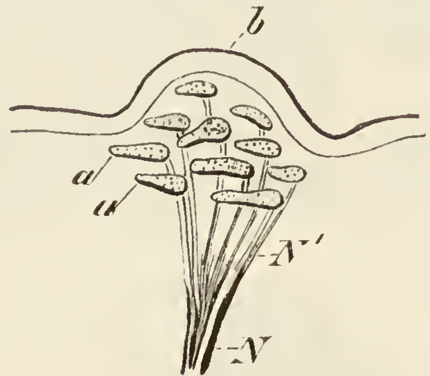


Fig. 287. Ein Tastfleck aus der Haut des Frosches, mit Zugrundelegung einer Figur Merkel's. *N* Zutretender Nerv, der bei N^1 seine Markscheide verliert. *a*, *a* Neuro-Epithelien, *b* Epidermis.

Reptilien.

Hier sind die Tastflecken genau so gebaut, wie bei Amphibien. Sie stehen hauptsächlich im Bereich des Kopfes (Saurier und Scinke), vor Allem in der Umgebung der Lippen, der Wangengegend und der Schnauze; bei Anguis fragilis erstrecken sie sich beinahe über den ganzen Körper, so dass man fast auf jeder Schuppe einige wahrnimmt.

Bei der Ringelnatter liegen, wie oben bemerkt, ausserordentlich dünne Tastzellen in der Schleimhaut der Mundhöhle. Ausser diesen findet sich aber noch in der äusseren Haut dieses Thieres eine zweite Art von Tastorganen d. h. Tast-Papillen. Sie sitzen zahlreich am Kopf und verbreiten sich bis auf den Hals. Die einzelnen Papillen sind meistens schlank, fingerartig und die inliegenden Tastzellen liegen geldrollenartig dicht hintereinander, von einer membranösen Scheide umhüllt. Es sind dies also schon abgeschlossene, tastkörperchenartige Organe (Merkel).

Bei Geckotiden kommen neben den gewöhnlichen, bei der Haut schon geschilderten haarförmigen Cuticularbildungen über den ganzen Körper zerstreut auch solche vor, an deren Basis eine, die Cutis und Epidermis vorwölbende ganglöse Nervenanschwellung gelegen ist. Diese Gebilde, welche sich in ähnlicher Form auch bei Crocodiliern finden, sind demnach ebenfalls als Tastorgane anzusprechen. In der Rückenhaut von Trionyx kommen zwischen Horn- und Schleimschicht sonderbare, aus Zellen aufgebaute Körperchen vor, die höchst wahrscheinlich auch als Tastorgane aufzufassen sind (C. K. Hoffmann).

Welcher Art von Sinnesorganen die von Leydig beschriebenen, zwischen Auge und Nase gelegenen Gruben der Crotalinen zuzurechnen sind, müssen weitere Untersuchungen zeigen. Bis jetzt hat Leydig Folgendes darüber festgestellt. Die die Grube auskleidende, trommelfellartig ausgespannte Epidermis ist sehr dünn und glatt. Unter ihr endigen die aus der Cutis auftauchenden, büschelartig ausstrahlenden Nerven in Form

eines flächenhaft ausgebreiteten Terminal-Ganglions. Die nervöse, fein granuläre Endplatte ist von zahlreichen Capillaren durchzogen.

Vögel.

Die in Frage stehenden Tastorgane sind nur in der Mundhöhle (Zunge, Gaumen, Rachen) und am Schnabel nachgewiesen. Nach Zahl, Grösse und Anordnung sind sie bei verschiedenen Arten sehr verschieden, am zahlreichsten und grössten finden sie sich auf der Wachshaut des Schnabels der Ente, Gans und des Schwanes. Stets rücken sie dichter gegen die Epidermis vor, als die gleichzeitig mit ihnen vorkommenden Pacini'schen Körperchen [1]) und dies gilt auch für alle Säugethiere.

Die Zellen können einfach, d. h. isolirt oder durch eine mehrschichtige, kernhaltige Hülle zu Paketen vereinigt sein. Von dieser Hülle, in welche die Nervenscheide direkt übergeht, springen Scheidewände ins Innere vor und diese kammern die einzelnen Zellen von einander ab. Diese Septa sind in der Mitte von einem Loch durchbohrt, das durch die verbreiterte Platte des Axencylinders abgeschlossen wird. Man trifft also auch bei Vögeln zu eigentlichen Tastkörperchen vereinigte Tastzellen.

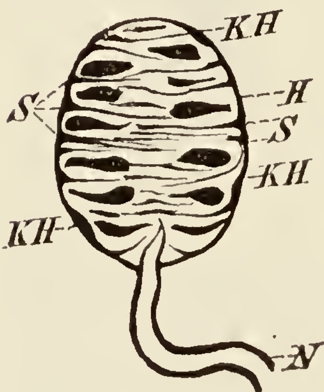


Fig. 288. Tastkörperchen aus der Vogelzunge. *N* Zutretender Nerv, *H* Aeussere Hülle mit Kernen (*KH*), *SS* Septa.

Die Papageien besitzen keine Tastzellen, sondern nur Pacini'sche Körperchen, die namentlich in der Zunge überreich entwickelt sind (Merkel). Ausser den gewöhnlichen Tast- und Pacini'schen Körperchen kommt in der Zunge und in der Wachshaut des Schnabels der Vögel noch eine Art von Tast-Organen vor, die man nach ihrem Entdecker Grandry als Grandry'sche Körperchen bezeichnet. Man unterscheidet an ihnen eine das ganze Körperchen umschliessende, mehrschichtige, kernhaltige Aussenhülle, die an ihrer Innenseite von Plattenepithel ausgekleidet ist. Die Scheide des herantretenden Nerven geht in jene Hülle über und der Nerv endigt in einer sogenannten Tastscheibe, welche nur locker zwischen je zwei eigenthümlich gestreiften Zellen gelegen ist. Zuweilen handelt es sich auch um eine grössere Zahl solcher Deck-, Schutz- oder Isolationszellen, um drei, vier bis sieben. Stets aber sind sie so angeordnet, dass sie, über einander liegend, mit ihren planen Flächen der Epidermis parallel verlaufen.

Säuger.

Tastzellen finden sich bei allen Säugern und dem Menschen in reichlicher Menge. Sie liegen entweder diffus durcheinander oder zu Gruppen vereinigt (Tastkörperchen). Im letzteren Fall liegen sie

---

1) Besonders reichlich ist die Zunge des Buntspechtes mit Pacini'schen Körperchen besetzt, so dass die Orientirungsfähigkeit der Zunge dieses Thieres einen sehr hohen Grad erreichen muss. Es ist dies die nervenreichste oder wenigstens an Sinnesorganen reichste Vogelzunge, denn es ist zwischen den Nervendapparaten fast gar keine Zwischensubstanz vorhanden (Ludwig Ferdinand, Prinz von Bayern).

nicht mehr im Epithel oder dicht unter demselben, sondern stets in der Cutis.

Isolirte Tastzellen finden sich in grösserer Menge an unbehaarten Körperstellen, an den Eingängen von Nase (Rüssel) und Mund (Lippen), an der Plantarfläche der Pfoten, besonders reichlich am harten Gaumen und zuweilen auch in der Peripherie der Cornea. An behaarten Stellen sind sie seltener und liegen tief in der Epidermis zwischen den Haaren.

Besonders reichlich ist der Mensch mit Tastzellen ausgestattet; sie finden sich hier über den ganzen Körper verbreitet.

Die Tastkörperchen sind am einfachsten an der Glans penis und clitoridis entwickelt. Ein Nervenstämmchen tritt in ein von einer mehrschichtigen, kernförmigen Hülle umschlossenes, ovales Körperchen und wickelt sich, nachdem es vorher seine Scheide an jene Hülle theilweise abgegeben, fadenknäuelartig, oft in sehr complicirten Windungen darin auf, um schliesslich nahe der Peripherie in einen protoplasmatischen Endkolben (terminale Ganglienzelle d. h. Tastzelle) zu endigen.

Die übrigen Tastkörperchen, wie sie z. B. am schönsten an der Volar- und Plantarfläche der Hände und Füsse entwickelt sind, weichen von diesem eben geschilderten Bau principiell nicht ab, überall handelt es sich eben um einen Nerven-Glomerulus, doch tritt letzterer zuweilen in den Hintergrund und in diesem Falle spielen dann eine Hauptrolle kernartige Gebilde, welche durch Scheidewände, die von der Wand einspringen, gegenseitig abgekammert werden.

Ob Tastkörperchen auch an behaarten Stellen vorkommen, erscheint zweifelhaft, es ist jedoch mehr als wahrscheinlich, dass nicht allein die mit einem Sinus cavernosus umgebenen Tastborsten (Schnurrhaare), sondern die Haarbälge sämmtlicher Haare durch Nerven versorgt werden. Die eigentlichen Nervenendigungen liegen stets dicht unterhalb der Einmündungsstelle der Talgdrüsen; hier zerfallen die Nerven in ein langmaschiges Geflecht, welches den Haarbalg rings umgibt und dessen feinste Ausläufer die Glashaut durchbohren, um inmitten der tiefsten Lage des Haarbalgepithels in Form von gewöhnlichen Tastzellen zu endigen (vergl. das Capitel über das Integument.)

Wie Eimer nachgewiesen hat, ist die Maulwurfsschnauze[1]) der Sitz eines ungemein feinen Tastapparates. Scheibe und Rand des Rüssels sind auf eine gewisse Strecke hin übersät mit feinen Papillen, die kuppenartige Erhebungen der Epidermis von meist runder Begrenzung darstellen. Die Epidermis erhebt sich übrigens nicht allein nach der freien Oberfläche zu, sondern wuchert auch mit der Malpighi'schen Schicht zapfenartig gegen das Corium ein. Die Axe jeder Papille nimmt nun ein meist cylinder- oder auch mehr sanduhrförmiger Raum ein, welcher zur Aufnahme einer structurlosen Masse dient. Es handelt sich dabei um einen von der Tiefe her sich einbohrenden Cutiszapfen bindegewebiger Natur, in welchem man eine mehr centrale und eine periphere Hälfte unterscheiden kann. Die erstere bildet nur die Durchgangsstelle der von der Cutis aus eintretenden Nerven, die letztere dagegen enthält die Nervenendigungen und fungirt so als eigentlicher Tastkörper („Tastkegel“).

---

1) Dahin gehört auch Condylura cristata, wo die höher differenzirten Tastapparate der langen Schnauze ausschliesslich auf zahlreichen, fingerartig gelappten Fortsätzen liegen. Dieselben gruppiren sich in kranzartiger Anordnung um die äusseren Nasenlöcher und entstehen erst in nachembryonaler Zeit (H. Ayers).

Beim Eintritt in den Sockel der Papille verlieren die massenhaft herantretenden Nerven ihre Markscheide und steigen innerhalb der sanduhrförmigen Papillenaxe in Form von Primitivfasern empor. Dabei zeigen sie weitaus ihrer Hauptmasse nach eine auf dem Querschnitt kreisförmige, an die Innenwand des Tastraumes sich haltende Anordnung, nur zwei oder drei nehmen das Centrum dieses Kreises, also die Axe des Tastraumes ein und diese scheinen von einer stärkeren, spiralig sich windenden Nervenfaser umschlungen zu sein.

Das Lumen des Tastkegels ist umgeben von einem von der Umgebung sich deutlich abgrenzenden Epithelialrohr, welches durch Aneinanderlagerung ringförmig umgebogener, eingerollter Zellen besteht. An die innere Seite des so gebildeten Epithelialrohres dicht angelegt, steigt nun der Kreis der Nervenfäden im Tastkegel empor und zwar ist jeder Nervenfaden jedesmal da, wo er eine der übereinanderliegenden, wandständigen Zellen überschreitet, in derselben durch eine knopfförmige (varicöse) Anschwellung befestigt. Dieses Verhältniss wiederholt sich bis unter die obersten Lagen der Hornschicht und es handelt sich so um eine ganze Serie übereinander und zwar jedesmal in Kreisform angeordneter knopfförmiger Nervenanschwellungen. Die letzten Nervenendigungen, d. h. der oberste Kreis jener Knöpfchen, liegen etwa in der Ebene der fünftobersten Epithelialschicht. Der noch weiter nach oben liegende Theil des Tastkegels ist meist leer und scheint sich röhrenartig gegen die freie Epithelfläche hinaus zu öffnen.

Es handelt sich somit bei diesem Apparat um eine sehr bemerkenswerthe Modification von epithelialen Tastzellen, deren Leistungsfähigkeit eine ganz ausserordentliche sein muss, da sie, je nach dem Willen des Thieres, mit der Umgebung in fast directe Berührung kommen müssen. Nach einer, von Eimer angestellten, ungefähren Berechnung sind auf der ganzen Tastfläche der Maulwurfsschnauze mehr als 5000 Papillen vorhanden, was für die Gesammtsumme allein der Tastkegel beiläufig 105 000 Nerven ausmacht. Dabei sind die ausserhalb der Tastkegel noch in den Papillen liegenden Nerven nicht mitgerechnet.

Dieser überaus feine Sinnesapparat ersetzt dem Maulwurf fast vollkommen den Sinn des Gesichts und ist sein einziger Führer auf seinen unterirdischen Wegen. Diese Thatsache, dass gewisse Sinnesorgane in Anpassung an die äusseren Verhältnisse, vicarirend für andere eintreten können, ist von hohem Interesse und findet auch in der Reihe der Wirbellosen, bei Vertretern der Höhlen- und Tiefsee-Fauna, zahlreiche Belege. Ich werde bei der Schilderung des Geruchsorgans der ebenfalls ein nächtliches Leben führenden Gymnophionen noch einmal darauf zurückkommen.

d. Kolbenkörperchen
(Vater-Pacini'sche Körperchen).

Bei Fischen und Amphibien kennt man keine Kolbenkörperchen, dagegen sind sie bei Lacertiliern, Scinken und Ophidiern nachgewiesen. Bei diesen Thieren, wo sie vorzugsweise im Bereich der Lippen und in der Umgebung der Zähne, jedoch auch am übrigen Körper sitzen (Lacerta), sind sie von langgestreckter, darm- oder wurstartiger Form und noch von sehr einfacher Struktur. Man unterscheidet nämlich im Gegensatz zu der vielfach geschichteten, concentrischen Kapsel der höheren Vertebraten bei Lacerta und Anguis nur eine einfache, bei Tropidonotus dagegen eine doppelte, kern-

haltige starke Hülle, welche mit der Nervenscheide direct zusammenhängt, und central liegend den sogenannten „Innenkolben“ mit der Nervenfaser.

Was die feinere Structur der Kolbenkörperchen betrifft, so handelt es sich im Centrum derselben um eine fadenartige, an ihrem letzten Ende knopfartig anschwellende Fortsetzung des Axencylinders (Fig. 289, *A*). Derselbe scheint noch von einer feinkörnigen Protoplasmaschicht, welche auf der Figur in grauem Ton angedeutet ist, umgeben zu sein. Auswärts davon liegt eine Doppelsäule von Zellen, wovon jede halbmondförmig derart um den Protoplasmamantel herumgebogen ist, dass sie mit ihrem Gegenstück in Berührung tritt. Dadurch entsteht eine hohle Zellensäule, welche den Axencylinder-Fortsatz sammt seiner Protoplasmahülle, d. h. die Constituentien jenes Gebildes, welches ich oben schon als Innenkolben (*IK*) bezeichnet habe, allseitig umschliesst. Unwillkürlich wird man dadurch an die Deckzellen der Grandry'schen Körperchen erinnert (Carrière).

Nach aussen von den Zellsäulen unterscheidet man eine aus zahlreichen, kernführenden Lamellen bestehende Hülle von zwiebelartiger Schichtung. Sie zerfällt in eine äussere, aus längsgerichteten Blättern sich aufbauende und in eine circulär geschichtete Lage, ohne dass jedoch eine scharfe Abgrenzung zwischen beiden existiren würde. — Hier wie dort handelt es sich um die Waldeyer'schen Flügelzellen (Fig. 289, *L*, *Q*).

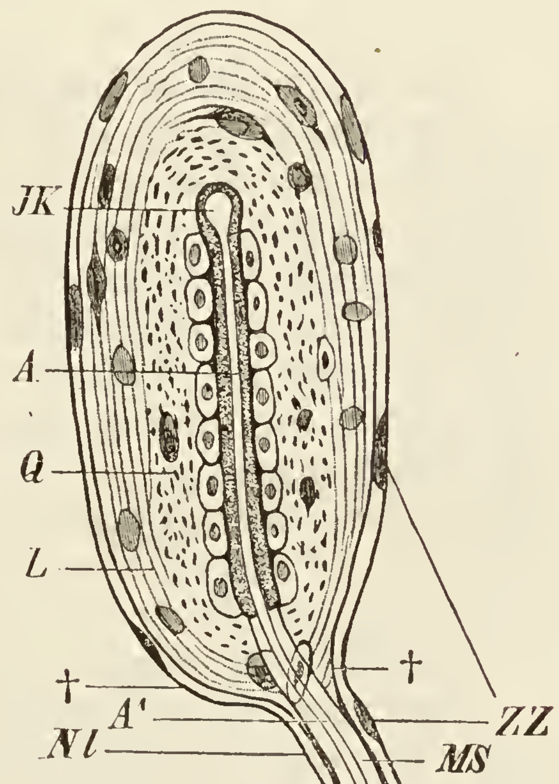


Fig. 289. Ein Kolbenkörperchen aus dem Schnabel der Ente, z. Th. nach Carrière.
A, *A*[1] Axencylinder, *MS* Markscheide der Nerven. *Nl* Aeussere Nervenscheide mit Zellen *ZZ*, welche bei †† in das äussere, längsgeschichtete Lamellensystem *L* des Aussenkolbens übergeht, *Q* Quere oder circuläre Schicht des Aussenkolbens, *IK* Innenkolben von grau gehaltener Protoplasmahülle umgeben.

Die Kolbenkörperchen finden sich nicht nur überall in der Haut, sondern auch in den verschiedensten Organen der grossen Körperhöhlen zahlreich verbreitet. Man hat sie z. B. im Mesenterium, Mesocolon, dem Pancreas und in der Porta hepatis der Katze nachgewiesen, ferner in den Mesenterialdrüsen, der Glandula submaxillaris, in der Haut des Katzenschwanzes und im Ligt. interosseum des Unterschenkels verschiedener Thiere.

Keine Stelle der Vogelhaut entbehrt dieser Organe vollständig, besonders schön sind sie aber am Schnabel, an den Conturfedern, an der Brust, sowie an den Schwanz- und Schwungfedern entwickelt, doch finden sie sich auch in der Vogelzunge, in den Gelenken und zwischen den Muskeln der Vögel, sowie in der Conjunctiva der verschiedensten Säuger und Vögel, in den Fascien und Sehnen, im Vas deferens, Corpus cavernosum penis et urethrae, im Periost, im Pericard und der Pleura (Rauber), in der Glans penis et clitoridis, in der Flughaut der Fledermäuse etc. etc.

Die Grösse der Körperchen schwankt bei einem und demselben Individuum ausserordentlich, stets aber liegen dieselben im Gegensatz zu den Tastzellen, Tastflecken und Tastkörperchen in den tieferen Lagen der Lederhaut, dem Panniculus adiposus resp. dem interstitiellen Bindegewebe im Innern des Körpers und umgeben sich mit um so mehr Kapselhüllen, je weiter sie in die Tiefe rücken. Die äusserste Grenze der Kolbenkörperchen und die innerste der Tastzellen ist eine gemeinsame, auf welcher man beiden Arten von Terminalgebilden begegnen kann (Merkel).

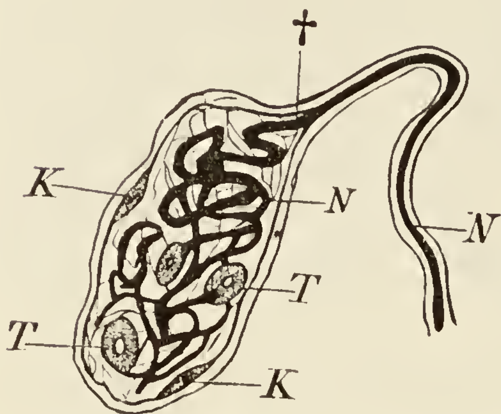


Fig. 290. Ein Tastkörperchen aus der Conjunctiva der Katze. *N* der eintretende Nerv, welcher bei † sein Neurilemm an die Aussenhülle des Tastkörperchens abgiebt, *KK* Kerne in der Aussenhülle, *TT* Tastzellen, mit welchen der sich aufknäuelnde Nerv in Verbindung tritt.

Bei allen Tastzellen, Tastkörperchen und Kolbenkörperchen handelt es sich um Organe des Tast- und Druck-Gefühls, allgemeiner formulirt: um Vermittler der Hautgefühle. Dies geht aus ihrem eigenen sowie aus dem Bau ihrer Umgebung, sowie namentlich aus ihrer vorzugsweisen Lagerung an den exponirtesten Theilen des Körpers, d. h. am Kopf, zur Genüge hervor. Dafür sprechen vor Allem die Lamellirostres und die Nachtraubvögel, welch' letztere besonders auf das Tastgefühl angewiesen sind und deshalb eben so grosse und zahlreiche Tastzellen besitzen, wie die Lamellirostres. Dasselbe gilt für die Säugethiere, insofern auch hier die auf ein Nachtleben angewiesenen, wie die Ratten und Mäuse, besonders reichlich damit ausgestattet sind.

Derartige Beispiele liessen sich noch bedeutend vermehren, allein die aufgeführten mögen genügen.

Auf eine endgiltige Eruirung der die Temperaturempfindung vermittelnden Nervenendigungen muss man wohl verzichten, es ist jedoch die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, dass dabei sowohl die Tastzellen, als die in der Epidermis mit knöpfchenartiger Anschwellung frei endigenden Nervenfasern in Betracht kommen mögen.

Geruchsorgan.

In seiner einfachsten Form stellt das Geruchsorgan eine paarige, oberhalb der Mundspalte gelegene, grubige Einsenkung des Integumentes dar (primitive Riechgrube). Aus der Tiefe tritt ein Nerv an den Grund dieser Grube, macht eine ganglióse Anschwellung und strahlt in die betreffenden Sinneszellen **(Riechzellen)** [1]) aus. Letztere

---

1) Die auf dem freien Ende der Riechzellen stehenden Haare, welche als die eigentlichen geruchpercipirenden Elemente aufzufassen sind, erklärt Leydig nur für ein Vorquellen des hyalinen Zellinhaltes, der von einer „besonderen Wandzone" der Zelle umschlossen ist. Aehnlich scheint Leydig auch die „Stifte" auf den Geschmackszellen aufzufassen; im Gegensatz dazu würde aber bei den Retinalstäbchen das Hyaloplasma nicht vor, sondern in der stabartig sich verlängernden Zelle selbst liegen. Somit wären, nach jenem Autor, Riech- und Geschmackszellen nach der freien Seite hin offen.

sind — und dadurch fallen sie unter einen und denselben morphologischen Gesichtspunkt mit den Geschmacksknospen — nach den schönen Untersuchungen J. Blaue's phylogenetisch aus den Endknospen des zur primitiven Riechgrube eingestülpten Integumentes hervorgegangen zu denken (**„Geruchsknospen"**). Anfangs (d. h. bei Fischen und Urodelen, wie z. B. bei Belone, Harengus, Proteus, Triton etc.) noch durch epitheliales Zwischengewebe von einander getrennt, kommt es durch allmäligen Schwund des letzteren von den Anuren an zu einer diffusen, im Sinne einer Flächenvergrösserung zu deutenden Anlage des Riechepithels [1]). Die neben den Sinneszellen vorhandenen Wimperzellen sorgen für stetige Erneuerung des die Geruchsstoffe führenden äusseren Mediums, mag dasselbe aus Wasser oder aus Luft bestehen (Fig. 291 *R, E*).

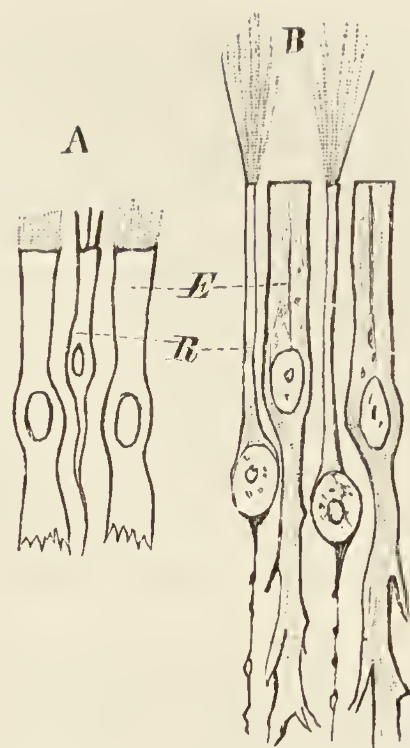


Fig. 291. Epithel der Riechschleimhaut, *A* von Petromyzon Planeri, *B* von Salamandra atra. *R* Riechzellen, *E* Epithelzellen.

Während nun das Geruchsorgan sämmtlicher Fische jene oben beschriebene einfache, blindsackartige Form aufweist, kommt es schon von den Dipnoërn an zu einer Durchbrechung des Riechsackes gegen die Mundhöhle zu. In Folge dessen kann man hier **vordere (Nares)** und **hintere Nasenlöcher (Choanen)** unterscheiden und indem so ein Weg geschaffen ist, durch welchen das umgebende Medium frei hindurchströmen kann, tritt das Geruchsorgan bei luftathmenden Vertebraten, wo man eine Pars respiratoria und olfactoria unterscheiden kann, in wichtige Beziehungen zum Respirationsapparat.

Diese Thatsache nun, dass bei luftathmenden Wirbelthieren der Riechakt vom Respirationsakt nicht zu trennen ist, hat Milnes Marshall, und vor ihm auch schon A. Dohrn, zu folgender, theilweise auf der Entwicklungsgeschichte basirender Erwägung geführt, die, wenn auch in ihrem Resultat vorderhand noch grossentheils Hypothese, doch ihrer weittragenden Bedeutung und geistvollen Fassung wegen verdient, hier näher betrachtet zu werden.

Ausgehend von dem feststehenden Factum, dass der N. olfactorius entwicklungsgeschichtlich unter denselben Gesichtspunkt fällt, wie die segmentalen Hirnnerven, dass er also, wie ich das früher schon ausführlich erörtert habe, einen von der gemeinsamen Neuralleiste entspringenden, spinalartigen Hirnnerven darstellt, fasst M. M. die Riechgrube als eine primitive Kiemenöffnung auf, die dann in analoger Weise, ganz wie die ächten Kiemenspalten vom Glossopharyngeus und Vagus, von dem jederseits in einen vorderen (oberen) und hinteren (unteren) Zweig gespaltenen Olfactorius umgriffen wird. Die Uebereinstimmung der primitiven Riechgrube mit einer Kieme springt noch mehr in die Augen durch die Aehnlichkeit der Schneider'schen Falten mit den Kiemenblättchen der Fische. Consequenter Weise muss daher für alle Wirbelthiere, also

---

1) Nach Leydig fliesst auch bei jungen Kätzchen das anfangs haufen- oder gruppenweise angeordnete Riechepithel erst allmälig gleichmässig zusammen.

auch für die Fische, eine Zeit bestanden haben, wo eine Communication zwischen Cavum nasale und Cavum oris existirte, wo also jene Oeffnungen, die man als Choanen bezeichnet, als Kiemengänge functionirt haben müssen. Ganz abgesehen davon, dass uns ein solcher Zustand gerade bei einer sehr niederen Fischgruppe (Myxinoiden) noch erhalten ist, finden sich auch Andeutungen davon in der Naso-oral-Rinne der Selachier, sowie in der Entwicklungsgeschichte anderer Fische. So begegnet man bei Salmoniden-Embryonen deutlichen Diverticula der Mundschleimhaut, welche sich gegen die Nasengruben hin erstrecken, später sich aber wieder zurückbilden. Riechen, so argumentirt M. M. weiter, ist also nur ein modificirtes Athmen und so wird kein heftiger physiologischer Wechsel nöthig sein, um eine Kieme in ein Geruchsorgan zu verwandeln.

Es ist wohl nach dem, was ich auf Grund der Beard'schen Untersuchungen über die Entwicklung der Gehirnnerven mitgetheilt habe, kaum nöthig darauf hinzuweisen, wie nahe der Wahrheit Dohrn und Milnes Marshall auf rein hypothetischem Wege gekommen sind. Denn wenn auch das Geruchsorgan selbst früher keine Kieme war, so existirte doch höchst wahrscheinlich eine solche an der betreffenden Stelle bei den Vorfahren der heutigen Wirbelthiere. Dass aber das Geruchsorgan keine für sich bestehende, isolirte Bildung darstellt, sondern dass es phylogenetisch unter einen und denselben Gesichtspunkt wie die Hautsinnesorgane der Anamnia fällt, darüber kann wohl kein Zweifel mehr existiren (vergl. die Untersuchungen von J. Blaue).

Wenden wir uns nun zur Entwicklungsgeschichte des Riechorgans zurück und verfolgen dessen weitere Schicksale bei Amnioten.

Wie oben schon erörtert wurde, stellt das Riechorgan in seiner ersten Anlage eine seichte, grubige Einsenkung des Integumentes dar, welche von einem hohen Sinnesepithel ausgekleidet ist, bald aber mehr in die Tiefe rückt und die eigentliche Sinnesplatte mit sich zieht. Zugleich erheben sich die umgebenden Ränder wallartig.

An der unteren Circumferenz kommen die Ränder der Grube nicht zur Vereinigung und so läuft hier die Nasentasche in eine in die primitive Mundhöhle ausmündende Furche aus. Medianwärts wird diese vom inneren, lateralwärts vom äusseren Nasenfortsatz des Gesichtsschädels begrenzt und indem sich an letzteren der Oberkieferfortsatz nahe heranschiebt, entsteht zwischen beiden eine zweite Furche, nämlich der Sulcus naso-lacrimalis, der uns später noch einmal beschäftigen wird (Fig. 292, A, O, NF). Indem sich nun die Mittelpartie der Nasenfurche durch Uebereinanderwachsen der Ränder schliesst, bleiben nur zwei Oeffnungen bestehen. Die eine davon, welche in der Gesichtssphäre liegend, zu der immer mehr in die Tiefe sich einsenkenden Riechhöhle (Sinnesplatte) führt, wird zur späteren Apertura nasalis externa, die zweite, welche

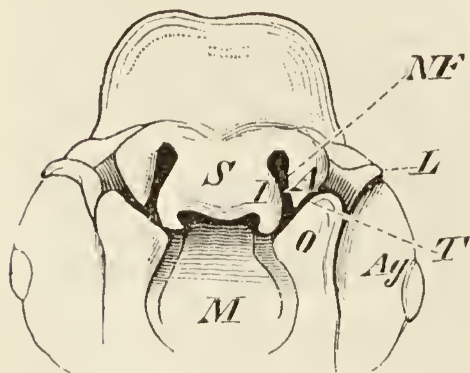


Fig. 292. Embryonale Anlage des Geruchsorgans eines Amnioten. *M* Primitive Mundhöhle, *S* Stirnfortsatz, *I* Innerer-, *A* Aeusserer Nasenfortsatz, *NF* die zwischen beiden liegende Nasenfurche, *O* Oberkieferfortsatz, *T* Thränenfurche (Sulcus naso-lacrimalis), *Ag* Augapfel, *L* Lid-Falte.

schliesslich bis zum Gaumen durchschneidet, ist die oben schon genannte hintere Nasenöffnung oder die primitive Choane.

Letztere liegt anfangs, wie dies bei Amphibien zeitlebens der Fall ist, ganz vorne in der Mundhöhle. Dieses ändert sich aber mit dem Auftreten eines eigentlichen Gaumens, welcher die primitive Mundhöhle in eine obere und untere Abtheilung zerfällt. Jene kann man mit Kölliker passend als Nasenrachengang (Ductus naso-pharyngeus), diesen dagegen als Pars digestiva oder als definitive Mundhöhle bezeichnen. Von der ursprünglichen Verbindung zwischen der Nasen- und Mundhöhle erhalten sich jedoch auch bei erwachsenen Thieren noch Reste, die sog. Ductus naso-palatini oder Stenson'schen Gänge, die uns später wieder beschäftigen werden.

Diese eben gegebene Darstellung der Bildung der Choanen hat nur für die Vögel und Säuger ihre Geltung, bei Lacertiliern und Amphibien handelt es sich, wie Born gezeigt hat, um einen andern Bildungsmodus. So verschwindet bei letzteren die ursprüngliche Naso-oral-Rinne wieder und die Choanen entstehen dann durch eine nicht weit nach hinten von der Schnauze gelegene Perforation des Gaumens, welche sich in das blinde Ende der primitiven Nasengrube öffnet. Auf die Bildungsgeschichte des Gaumens näher einzugehen, ist hier nicht der Ort und ich muss zu diesem Behuf auf das Capitel über den Schädel verweisen, allwo ich derselben eine ausführliche Schilderung gewidmet habe.

Dem Ductus naso-pharyngeus, welcher einen zwischen der äusseren Nasenöffnung und dem Rachen befindlichen Luftcanal darstellt, entspricht die spätere Pars respiratoria oder der untere Nasengang des erwachsenen Thieres. Die darüber und zugleich am meisten nach hinten gelegene, eigentliche Riechhöhle, oder wie man auch sagen kann, das eigentliche Riechlabyrinth bildet sich aus der eingesunkenen Sinnesplatte hervor. Dabei spielt, wie ich bei der Anatomie des Schädels gezeigt habe, der vorderste Abschnitt des Kopfskeletes eine grosse Rolle. Ich werde Gelegenheit haben, dies noch weiter auszuführen und dabei werden dann auch die von der knorpeligen Seitenwand der Nase auswachsenden und zur Vergrösserung der Riechfläche dienenden **Muscheln**, sowie die Nasenscheidewand zur Sprache kommen.

Dasselbe gilt auch für die erst viel später auftretenden **Nebenhöhlen** der Nase, die Sinus maxillares, ethmoidales, frontales und sphenoidales. Alle diese entstehen ursprünglich als von Knorpel umgebene Ausbuchtungen der Nasenschleimhaut und werden erst secundär von Beleg-Knochen umwachsen (Kölliker). Die knorpelige Innenwand persistirt bei Amphibien, Reptilien und Vögeln das ganze Leben, bei Säugern aber wird sie wieder resorbirt und die Nebenhöhlen werden dann von den Belegknochen unmittelbar begrenzt. Beim Menschen treten manche dieser Nebenhöhlen, wie z. B. die Sinus sphenoidales und frontales erst nach der Geburt, ja oft erst viele Jahre nach derselben auf. Sie sowohl, als das Antrum Highmori oder der Sinus maxillaris erhalten ihre volle Ausbildung erst nach vollendetem Wachsthum. Die äussere Nase der Säuger entsteht im Wesentlichen unter Betheiligung (d. h. durch das Hervorwachsen) des vordersten Abschnittes vom Primordialschädel.

Jene merkwürdige, mit dem Geruchsorgan in Verbindung stehende Bildung, die mit dem Namen der Jakobson'schen Organe bezeichnet wird, soll uns in einem besonderen Capitel beschäftigen.

Wir haben jetzt noch einen Blick auf den **Ductus naso-lacrimalis** zu werfen, dessen Genese erst in neuerer Zeit durch G. Born richtiggestellt wurde. Dieser Canal, der dazu bestimmt ist, die Thränenflüssigkeit aus dem Conjunctivalsack des Auges in die Nasenhöhle überzuleiten, tritt nicht erst, wie man früher annahm, bei amnioten Vertebraten auf, sondern findet sich schon allgemein verbreitet bei Amphibien, allwo er bei Salamandrinen und Anuren von Born nachgewiesen wurde. Nach diesem Autor entsteht die erste Anlage des Thränencanales in Form einer von der Epidermis sich abschnürenden und in die Cutis einwachsenden Epithelleiste, die erst später, durch secundäres Auseinanderweichen der Zellen vom Nasenende aus sich höhlt, also ein Lumen bekommt.

Wenn nun auch dieser Satz in gleicher Weise für Amphibien, Reptilien, Vögel und Säuger gilt, so erscheint doch der Theil des späteren Nasenganges, der direkt, primär von der abgelösten Epithelleiste geliefert wird, sehr verschieden gross (Born). Bei Amphibien z. B. entsteht daraus der einfache Nasengang sammt den beiden Thränenröhrchen in seiner ganzen Länge. Bei Sauriern dagegen schnürt sich nur ein sehr kleines Stück direkt von der Epidermis ab und dieses wächst erst secundär in die Länge und lässt die beiden Thränenröhrchen aus sich hervorsprossen. Bei Vögeln entstammen der Epithelleiste, welche in die oben geschilderte Furche zwischen dem Oberkieferfortsatz und dem äusseren Nasenfortsatz hineinwuchert, direkt der einfache Thränennasengang und das ganze hintere Thränenröhrchen; das vordere sprosst erst secundär aus dem bereits abgeschnürten Epithelstrang hervor. Bei Säugethieren, wie z. B. beim Schwein, entsteht der Ductus naso-lacrimalis sowie das obere Thränenröhrchen als continuirlicher, solider Epithelstrang, aus welchem das untere erst secundär hervorsprosst. Daraus ist zu vermuthen, dass die Anlage des Thränencanales aller übrigen Säuger incl. Mensch anfangs in gleicher Weise von einer soliden Zellwucherung ausgeht, die auf dem Grund der Thränenfurche sich bildend, sich abschnürt und nachträglich canalisirt (E. Legal).

Ueber die morphologischen Verhältnisse des N. olfactorius, sowie über die Beschaffenheit der Lamina cribrosa habe ich mich früher schon (vergl. die Gehirnnerven und das Kopfskelet) ausgesprochen.

a) Fische.

Bei Amphioxus kennt man ein Geruchsorgan nicht mit Sicherheit; jene der Dorsalfläche des Centralnervensystems aufsitzende Wimpergrube ist, wie ich früher schon gezeigt habe, höchst wahrscheinlich nicht als solches, sondern viel eher als Vorläufer einer Glandula pinealis zu deuten.

CYCLOSTOMEN.

Bei Petromyzonten und wahrscheinlich auch bei Myxinoiden legt sich im Gegensatz zu allen übrigen Vertebraten das Geruchsorgan unpaar an, weshalb man diese beiden Fischgruppen den andern Wirbelthieren, den Amphirhinen, wo die Anlage stets paarig erfolgt, als

Monorhinen oder Unpaarnasen gegenübergestellt hat. Gleichwohl aber weist der doppelte Olfactorius darauf hin, dass die Nase der Petromyzonten früher einmal paarig gewesen sein muss, dass also die Riechgruben erst später verschmolzen sein müssen.

Bei Petromyzonten stellt die Nase einen, dicht vor dem Cavum cranii gelagerten, häutig-knorpeligen Sack dar, welcher sich mit kurzer, röhrenartiger Verjüngung auf der freien Schädeloberfläche öffnet (Fig. 293).

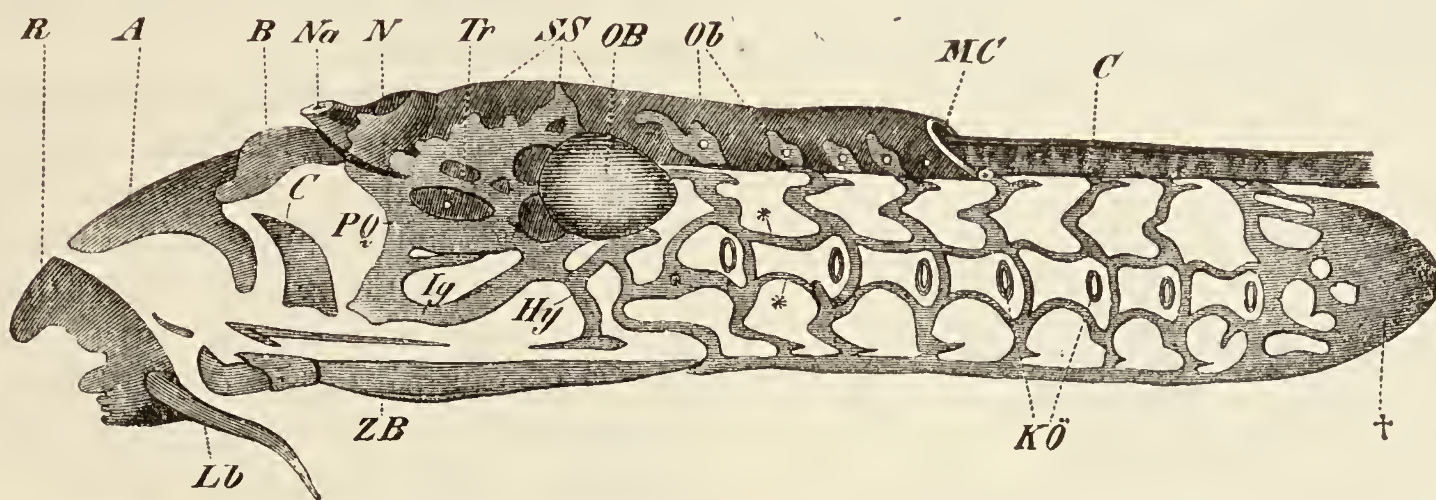


Fig. 293. Kopfskelet von Petromyzon Planeri. *Lq* Labialknorpel, *R* knorpelige, ringförmige Inlage des Saugmundes, *A*, *B*, *C* drei weitere Stützplatten des Saugmundes, *ZB* Zungenbein, *Na* Apertura nasalis externa, *N* Nasensack, *Tr* Trabekel, *PQ* Palato-Quadratum, *Ig* Iugale (?), *SS* fibröses Schädelrohr, welches nach hinten bei *MC* (Medullarcanal) durchschnitten ist, *OB* Ohrblase, *Ob* obere Bogen, *Hy* Hyoid, *KÖ* Kiemenöffnungen, † hinterer Blindsack des Kiemenkorbs, * * Querspangen des Kiemenkorbes, *C* Chorda.

Die Rückwand des Nasensackes ist gegen die Schädelhöhle zu von zwei grossen Oeffnungen für den Eintritt des Olfactorius durchbohrt. Nach abwärts gegen die Mundhöhle erstreckt sich ein bei Ammocoetes noch sehr wenig, bei Petromyzon aber stark entwickelter Nasenrachengang, welcher jedoch mit dem Cavum oris nicht communicirt, sondern durch die Mundschleimhaut von ihm abgeschlossen ist.

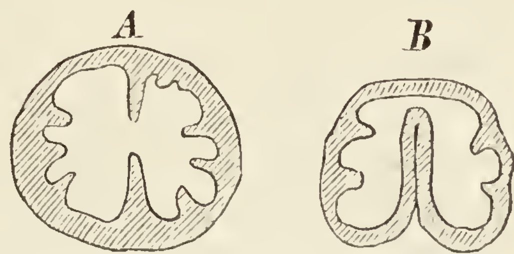


Fig. 294. Querschnitt durch den Nasensack von Petromyzon (*A*) und Ammocoetes (*B*).

Das Innere des Nasensackes ist von der Riechschleimhaut ausgekleidet, die sich in zahlreiche, in der Längsaxe des Schädels angeordnete Falten erhebt. Zwei davon, nämlich die in der ventralen und dorsalen Mittellinie verlaufenden, zeichnen sich durch besondere Grösse aus und stellen so eine, wenn auch unvollkommene Scheidewand dar (Fig. 294). Bei Ammocoetes, dessen Nasenkapsel viel kleiner ist, sind die Schleimhautfalten viel spärlicher und kürzer. Die obere mediale Falte fehlt, dagegen springt die ventrale so weit gegen das Nasenkapseldach vor, dass die Trennung in zwei Abschnitte fast eine totale wird (Langerhans) (Fig. 294, **B**).

Bei Myxinoiden liegt die von wulstigen Lippen eingefasste äussere Nasenöffnung auf dem höchsten Punkte der Circumferenz des Tentakelkranzes (Fig. 295) und diese ihre auffallende Lage ist offenbar in Anpassung an die parasitische Lebensweise gerade so erst secundär erworben, wie dies für das Geruchsorgan von Petromyzon gilt. Hierbei spielt der Saugapparat sicherlich eine grosse Rolle. Nach hin-

ten führt sie in eine lange, kaminartige Röhre, die dicht unter der äusseren Haut des Kopfes liegt und durch zierliche Knorpelringe gestützt ist. Sie steht unter der Herrschaft eines paarigen Längsmuskels und zieht horizontal nach rückwärts gegen das Gehirn, schwillt aber vor demselben zu einer kegelförmigen Kapsel an und diese, welche durch fischreusenartig verlaufende zarte Knorpelstäbe ausgespannt erhalten wird, stellt den eigentlichen Riechsack dar. Im Innern desselben findet sich, ganz ähnlich wie bei Petromyzonten, ein System von sechs radiär angeordneten Längsfalten, auf denen sich der Riechnerv verbreitet. Sie sind länger als bei dem Neunauge und springen demgemäss viel weiter ins Nasenlumen herein, als dort.

Der Riechsack öffnet sich in einen sehr weiten, an der Basis cerebri weit nach hinten ziehenden und frei in die Mundhöhle sich öffnenden Nasengaumengang, von dem es aber sehr fraglich ist, ob er mit der Choanenbildung der höheren Vertebraten in morphologischer Beziehung direct vergleichbar ist.

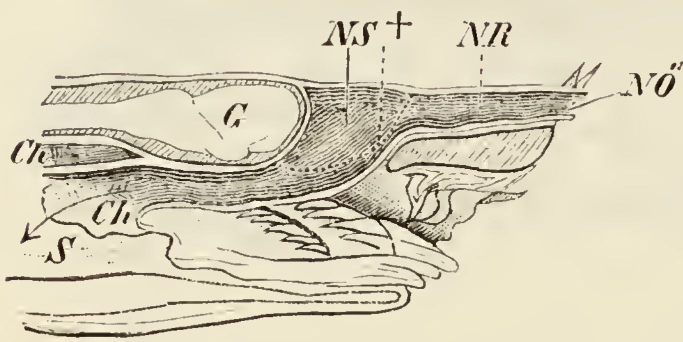


Fig. 295. Medianschnitt durch den Kopf von Myxine glut. *NÖ* Aeussere Nasenöffnung, welche in das lange Nasenrohr (*NR*) führt. Letzteres dehnt sich bei *NS* zum eigentlichen Nasensack aus, dessen einspringende Falten durch die punktirte Linie bei † angedeutet sind. *Ch* Choane und darüber an der Hirnbasis die Chorda *Ch*, *S* Mundschleimhaut, *G* Gehirn.

SELACHIER.

Fanden wir die Nasenöffnung der Cyclostomen oben auf dem Schädeldach, so treffen wir sie hier geradezu entgegengesetzt gelagert, nämlich unten und zugleich lateralwärts an der zum Rostrum ausgezogenen Schnauze. Jede Nasenöffnung stellt einen annähernd horizontal oder auch schief gerichteten, von einer vorderen und hinteren Lippe begrenzten Schlitz dar, der sich gewöhnlich lateralwärts weit öffnet, während die mediale Hälfte von einem oft sehr complicirten, meist in 2 oder 3 Etagen angeordneten Klappenapparat überlagert wird. Derselbe besteht zum Theil aus discreten, in die Vorder- und Hinterlippe eingelagerten Knorpellamellen von mannigfaltiger Form und Anordnung. Dieselben liegen oft wie zwei gekreuzte Messerklingen übereinander geschoben und zerfällen die Apertura nasalis externa, wenn auch unvollständig, in eine innere und äussere Abtheilung (Fig. 296, **B**, *IL*, *AL*). Sie werden vom äusseren Integument überzogen und fungiren, unter der Herrschaft kleiner Muskeln stehend, wohl als Filtrir-Apparat für das eindringende Wasser. Die Hauptmasse der ausserordentlich grossen Nasenkapseln bildet einen integrirenden Bestandtheil des knorpeligen Schädelgerüstes und hängt dementsprechend an ihren beiden Seiten und dorsalwärts continuirlich mit letzterem zusammen; nur der Boden wird zum grossen Theile von einer fibrösen Membran gebildet (Fig. 296, **B**, HH^1).

Die Riechschleimhaut erhebt sich in einer Doppelreihe von Falten, welche ähnlich wie die Lamellen an der Unterfläche von gewissen Pilzen gestaltet sind. Sie entspringen auf jeder Seite einer, entweder schräg oder fast rechtwinklig zur Sagittalaxe des Schädels gelegenen

Leiste, die in der Mitte, wo auch die höchsten Falten entspringen, am stärksten entwickelt ist. An jeder Falte kann man eine dickere Basis und eine, unter scharfem Winkel davon abgeknickte und ins Nasenlumen vorspringende freie Lamelle unterscheiden.

Die Riechschleimhaut wird nach aussen von einem fibrösen Stroma begrenzt, das mit dem Perichondrium des knorpeligen Nasensackes nicht allzufest zusammenhängt und leicht isolirt werden kann.

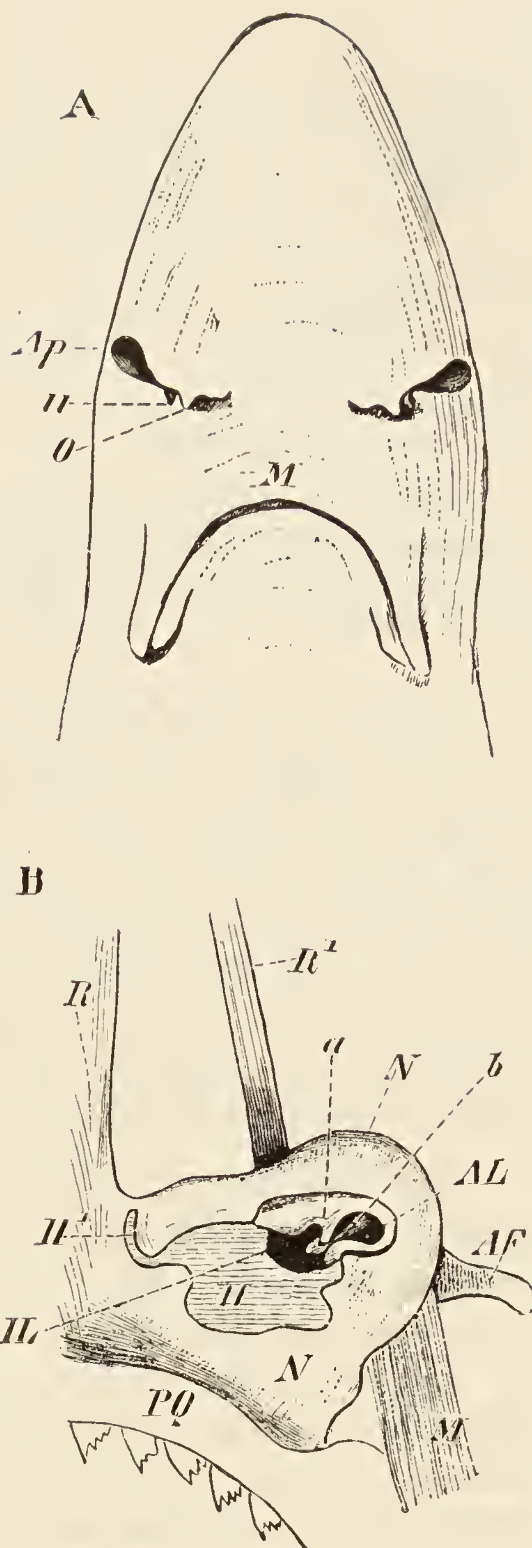


Fig. 296. Das Geruchsorgan eines Selachiers, *A* Apertura nasalis externa beider Seiten in ihrer Lagebeziehung zum Schädel (*Ap*), *u*, *o* untere und obere Knorpelklappe an ihrer vorderen Circumferenz, *M* Mundspalte. — ***B*** Riechkapsel der linken Seite von unten gesehen und auf ihre häutig-knorpeligen Wände präparirt. *N* Knorpeliger Theil der Nasenkapsel, *H*, *H*¹ häutiger Theil derselben, *a*, *b* die in Fig. A mit *u* und *o* bezeichneten Knorpelklappen, wodurch die äussere Nasenöffnung in eine innere (*IL*) und äussere (*AL*) Abtheilung zerfällt wird. *R*, *R*¹ Rostrum der Schnauze, *PQ* Palatoquadratum, *AF* Antorbitalfortsatz, *M* Muskel.

GANOIDEN.

Hier treffen wir die äusseren Nasenlöcher, wie bei allen über den Ganoiden stehenden Vertebraten, zwischen Auge und Schnauzenspitze, seitlich, oder auch mehr auf der Dorsalseite des Kopfes gelagert. Man unterscheidet jederseits zwei sehr verschieden grosse Nasenöffnungen, die entweder, wie bei Stören, nur durch eine schmale, durch einen kleinen Deckknochen gestützt, oder, wie bei Polypterus, durch eine grosse Hautbrücke [1]) von einander getrennt sind (Fig. 297, 298).

Bei Polypterus liegen die beiden Nasenöffnungen sehr weit von einander entfernt. Die hintere (Fig. 298, *AN*¹) öffnet sich unter einer halbmondförmigen Hautklappe unmittelbar vor der Augenhöhle, die vordere (*AN*) aber liegt auf der Spitze eines tentakelförmigen Organs, welches sich von der Schnauzenspitze erhebt und welches von Wimperepithel ausgekleidet ist.

---

1) Vergl. die Anmerkung auf pag. 440.

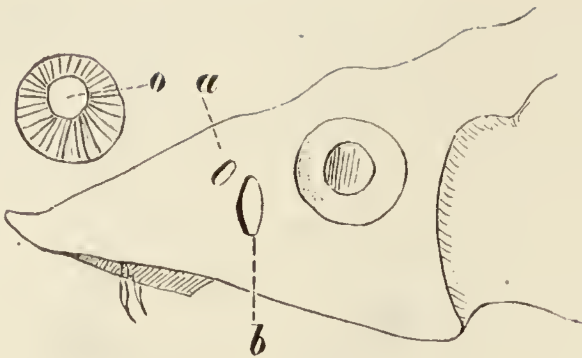


Fig. 297.

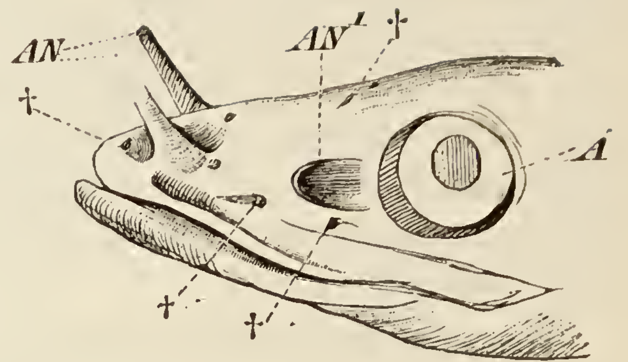


Fig. 298.

Fig. 297. Aeussere Nasenöffnung von Acipenser sturio, *a* vordere, *b* hintere Oeffnung, *o* die isolirte Faltenrosette der Riechschleimhaut.

Fig. 298. Vorderkopf des Polypterus bichir. *A* Auge, *AN*, *AN*¹ Apertura nasalis externa anterior und posterior. † † † Oeffnungen der „Schleimcanäle".

Die Riechhöhle bei Sturionen stellt eine sehr tiefe, in den Primordialschädel eingesenkte Bucht dar, welche allerseits von glatten Wänden begrenzt ist; oben und medianwärts erhebt sich die Schleimhaut in die bekannten Falten. Dieselben sind aber hier nicht mehr in der Längsaxe des Kopfes, wie bei Cyclostomen, oder in der Queraxe, wie bei Plagiostomen angeordnet, sondern stehen rosettenartig um das Olfactoriusende gruppirt. Die ventral liegenden Lamellen sind länger als die dorsalen. Sie sind hier, wie überall im Sinn einer Oberflächenvergrösserung der Riechfläche aufzufassen.

Bei Polypterus, auf dessen enorme Riechnerven ich schon im Capitel über das Gehirn aufmerksam gemacht habe, liegen die Verhältnisse nicht so einfach. Hier geräth man nämlich, nachdem die zwischen dem vorderen und hinteren Nasenloch gelegene Hautbrücke entfernt worden ist, in eine tiefe, noch von der äusseren Haut ausgekleidete Furche und diese führt nach vorne zu in eine Art Vorhöhle des eigentlichen Riechsackes. An der Basis der tentakelartigen Nasenröhre gelegen, zerfällt sie durch ein unvollkommenes Septum in zwei Abtheilungen, wovon die eine hinausführt in die oben erwähnte tentakelartige Nasenröhre, während sich in die andere der tief in den Primordialschädel eingebettete fibröse Riechsack öffnet. Dies geschieht mit sechs kreisförmig angeordneten Löchern, denn der Riechsack stellt hier nicht wie bei anderen Fischen ein einfaches Gebilde vor, sondern besteht aus sechs, durch complicirte Septa von einander getrennten Fächern, in welchen sich die uns von den Selachiern her bekannten, kammartigen, von einer Art Raphe entspringenden Fältchen der Riechschleimhaut finden (Fig. 299). Sämmtliche Fächer sind in der Längsaxe des Schädels angeordnet und sind um eine central liegende Spindel radienartig gruppirt. In den Septa verlaufen die Olfactoriusäste. Der ganze, rundlich-ovale Riechsack erinnert dadurch, dass die Septa sowohl als die Fächer, wovon je eines dem gesammten Riech-

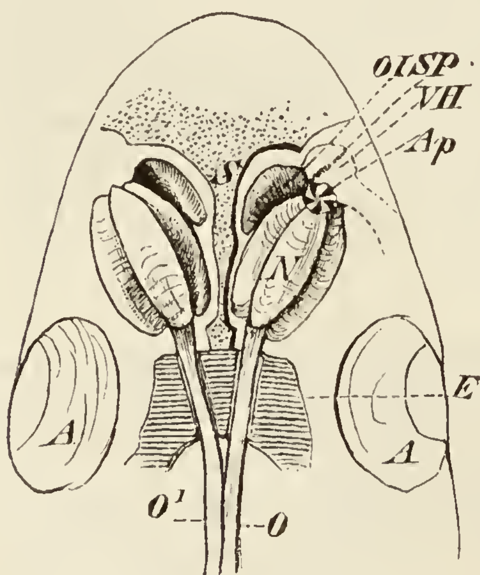


Fig. 299. Die beiden Riechkapseln von Polypterus von ihrer Dorsalseite frei gelegt. *VH* Vorhöhle, *SP* Septum derselben, *Ap* Oeffnung des Hauptriechsackes *N*, *OI* Nebenriechsack, *S* Septum nasale, *E* Ethmoid, *O O*¹ die beiden Riechnerven, *A*, *A* die Augen.

sacke der anderen Fische entspricht, haustraartig vorspringen, an die Knospen gewisser Blumen, oder auch an gewisse Melonen. Auf dem pomeranzenförmigen Querschnitt wird man an die sogenannten Ampullen der Selachier erinnert. Während die Riechkapseln der übrigen Fische durch dicke Knorpelmassen des Schädels, die man nicht wohl als Septum nasale bezeichnen kann, von einander getrennt werden, liegen sie hier sehr nahe zusammen und werden durch eine nur dünne, hyalinknorpelige, dem Primordialschädel zugehörige, solide Scheidewand von einander getrennt. Diese besitzt vorne auf jeder Seite eine Bucht und darin eingelassen liegt ein durch besondere Gestalt ausgezeichnetes Fach der Riechkapsel (Fig. 299, *Ol*). Es stellt einen kurzen wurstförmigen Appendix der Riechkapsel dar, welche er nach vorne mit kurzer, blindsackartiger Erweiterung überragt. Von einer Communication zwischen beiden ist nirgends die Rede und der Appendix erhält einen besonderen Zweig des Olfactorius. Seine innere Structur weicht von derjenigen der übrigen Nasenlöcher nicht ab und wie diese, so öffnet auch er sich in die oben beschriebene Vorhöhle.

Wir haben es somit mit einer Art Nebennase zu schaffen, wie sie uns bei höheren Typen noch in viel prägnanterer Form begegnen wird (Wiedersheim).

So können wir dem Geruchsorgane des Polypterus unbedingt die höchste Stellung unter den Riechorganen aller Fische anweisen. Dies bezieht sich nicht allein auf die complicirte Riechkapsel, welche ein ausserordentlich feines Geruchsvermögen besitzen muss, sondern auch auf die tiefe Einsenkung des Organs in den Schädel, sowie namentlich auf die Vorhöhle, welche uns erst bei höheren Typen wieder begegnen wird (Wiedersheim).

TELEOSTIER.

Die Doppelnatur der äusseren Nasenöffnung, welche die Ganoiden characterisirt, findet sich auch bei Teleostiern in weitester Verbreitung, ja bildet hier fast die Regel[1]). Doch kommen Ausnahmen vor (viele Pharyngognathi, Chromides, Labroidei ctenoidei, Scomber-Esoces). Auch unterliegt die trennende Hautbrücke, ganz wie bei Stören, den allergrössten Schwankungen; entweder ist sie von sehr beträchtlicher Ausdehnung (z. B. bei Silurus glanis, Gadus lota, Perca etc.), oder erscheint sie auf ein dünnes Bändchen reducirt (Salmoniden, Cyprinoiden u. s. w.). Im ersteren Falle liegt dann die hintere Nasenöffnung vor oder über dem Auge, im letzteren erscheinen beide Oeffnungen enge zusammengerückt im Bereiche der Schnauze. In seltneren Fällen (bei manchen Muraenoiden) durchbohrt die hintere Oeffnung die Oberlippe und mündet durch dieselbe entweder nach aussen oder nach innen, wodurch im letzteren Falle eine Communication der Nasenhöhle mit der Mundhöhle bewirkt wird (Stannius).

Wie bei Polypterus, so sitzt auch bei manchen Teleostiern das vordere Nasenloch auf einer Röhre oder Papille, die bald länger (z. B. bei

1) Bei eben ausgeschlüpften Fischen ist stets nur eine einfache, ungetheilte Nasenöffnung vorhanden. Erst später wächst von der lateralen wie von der medialen Umgebung dieser Oeffnung ein schmaler, den Nasenklappen der Selachier entsprechender Hautlappen aus und bewirkt so den Zerfall derselben in eine hintere und vordere Partie. Jedenfalls sind die Fische, bei denen die beiden Oeffnungen nur durch eine schmale Brücke zeitlebens getrennt sind, als die primitiveren Formen zu betrachten.

Gadus lota), bald kürzer sein kann. Manche Arten der Gattung Tetrodon sollen nach Joh. Müller der äusseren Nasenlöcher vollkommen entbehren und an dieser Stelle jederseits ganz solide Tentakeln von cylindrischer, conischer oder lappiger Gestalt besitzen, in welche der starke Geruchsnerv eingeht (?). Bei anderen Tetrodonarten, wie z. B. bei Chelichthys, sind die Nasenröhren hohl und jede öffnet sich mit zwei Löchern nach aussen.

In der äusseren Umgebung der Riechgrube der Teleostier finden sich mehr oder weniger zahlreiche, als Expansionsmittel dienende Hautknochen, z. B. bei Salmoniden (Coregonus) und Perca, oder tritt auch ein 8förmiger hyaliner Knorpel auf, dessen beide Schleifen die zwei Nasenöffnungen umgreifen (M. Sagemehl). Das Innere derselben ist stets glatt, häufig von einer gallertartigen, sulzigen Masse erfüllt und im Hintergrunde findet die Ausbreitung des Riechnerven auf den Schneider'schen Falten statt. Letztere liegen entweder wie bei Sturionen rosettenartig angeordnet (Cyprinoiden, Perca, Salmoniden etc. etc.), oder entspringen die Fältchen strickleiterartig von einer in der Längsaxe des Schädels gelagerten fibrösen Raphe (Silurus glanis und Gadus lota z. B.), was an die Plagiostomen und an Polypterus

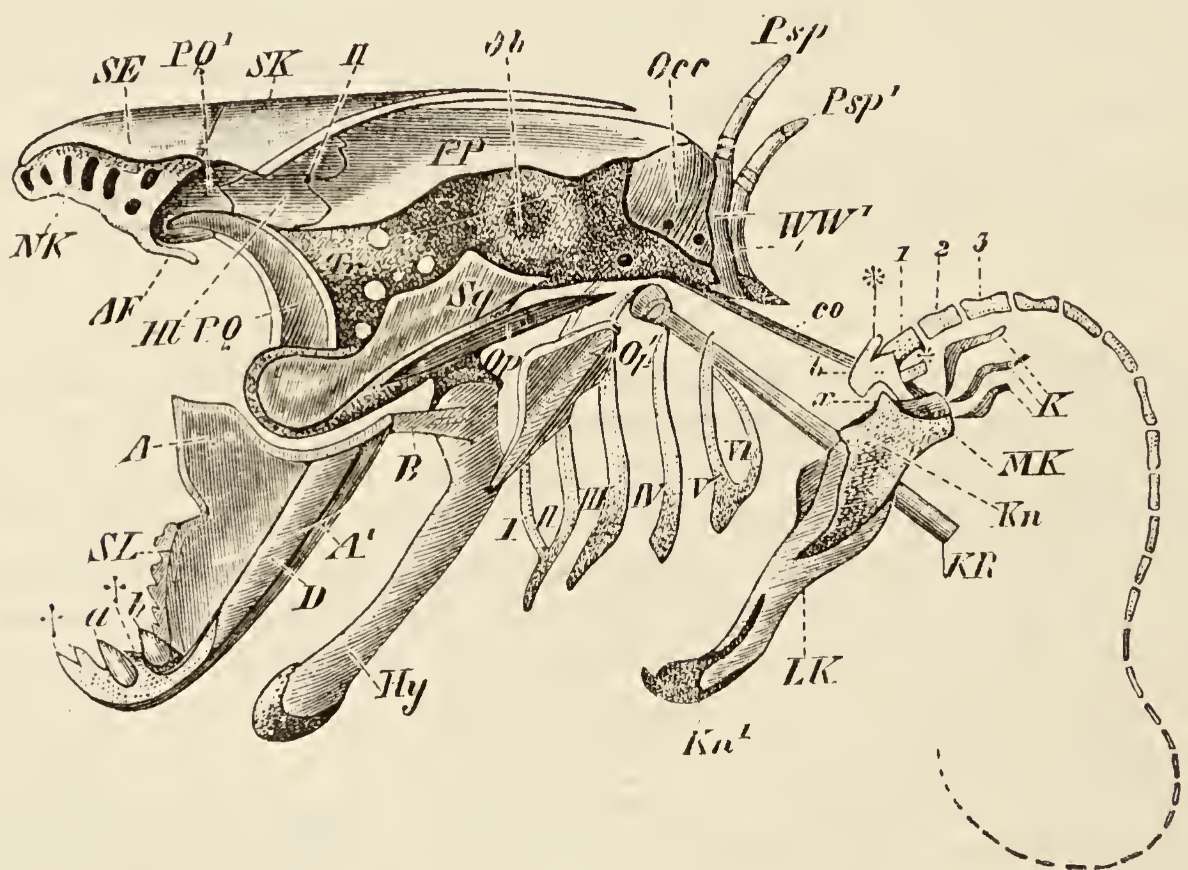


Fig. 300. Kopfskelet, Schultergürtel und vordere Extremität von Protopterus. *W*, *W*[1] In das Kopfskelet einbezogene Wirbelkörper mit ihren Processus spinosi (*Psp*, *Psp*[1]), *Occ* Supraoccipitale mit den Hypoglossuslöchern, *Ob* Ohrblase, *Tr* Trabekel mit den Oeffnungen für den Trigeminus und Facialis, *FP* Fronto-Parietale, *Ht* Häutige Fontanelle vom Opticusloch (*II*) durchbohrt, *SK* Sehnenknochen, *SE* Supra-Ethmoid, *NK* Knorpelige Nasenkapsel, *AF* Antorbitalfortsatz (der Labialknorpel, welcher eine ähnliche Lage und Richtung hat, ist nicht eingezeichnet), *PQ* Palato-Quadratum, welches bei *PQ*[1] mit dem der andern Seite convergirt, *Sq* Squamosum, das Quadratum bedeckend, *AA* Articulare durch ein fibröses Band (*B*) mit dem Hyoid (*Hy*) verbunden, *D* Dentale externum, †† frei zu Tage liegender, in Prominenzen auswachsender Meckel'scher Knorpel, *SL* Schmelzleiste, *a*, *b* zwei Zähne, *Op*, *Op*[1] Rudimentäre Opercularknochen, *I*—*VI* die sechs Branchialbogen, *KR* Kopfrippe, *LK*, *MK* Laterale und mediale, den Schulterknorpel (*Kn*, *Kn*[1]) einscheidende Knochenlamelle, *co* fibröses Band, welches das obere Ende des Schulterbogens mit dem Schädel verbindet, *x* Gelenkkopf des Schultergürtels, mit welchem das Basalglied (*b*) der freien Extremität articulirt, ** rudimentäre Seitenstrahlen (biserialer Typus) desselben, 1, 2, 3 die drei nächsten Glieder der freien Extremität.

erinnert. Stets ist der ganze Faltencomplex durch straffe fibröse Stränge an die knorpelige Unterlage fixirt.

b) Dipnoër.

Hier zum erstenmal begegnet uns ein vom eigentlichen Schädel wohl differenzirtes Nasenskelet. Es besteht bei Protopterus aus einem dicht unter der äusseren Haut liegenden, hyalinknorpeligen Gitterwerk, dessen Seitenpartieen medianwärts durch ein starkes, durchaus solides Septum vereinigt werden. Der Boden der Nasensäcke wird zum grössten Theile vom Pterygo-palatinum, sowie von Bindegewebe, und nur zum allerkleinsten Theile aus Knorpelgewebe gebildet. In dorso-ventraler Richtung ist der Binnenraum des Cavum nasale sehr beschränkt, lateralwärts aber ist er ziemlich ausgedehnt. Der Binnenraum ist von glatten Wänden begrenzt und nirgends findet sich eine Spur von Muscheln oder von einer Nasendrüse (Fig. 300, *NK*).

Jede Nasenhöhle öffnet sich nach rückwärts, gleich hinter der Oberlippe, in eine doppelte Choane. Die eine Oeffnung liegt unmittelbar am Lippenrand, die andere weiter nach hinten (Ayers).

c) Amphibien.

URODELEN.

In engem Anschluss an das Geruchsorgan der Dipnoër steht dasjenige der Ichthyoden. Es liegt seitlich am Kopf als eine solide (Siren lacerta) oder netzartig durchbrochene Knorpelröhre (Menobranchus und Proteus) gleich unter der äusseren Haut, ohne irgend welchen Schutz von Seiten des knöchernen Kopfskelets zu erfahren. Das schlitzartige, äussere Nasenloch liegt bei Menobranchus weit abwärts an der Oberlippe, aus welcher der Nasensack überhaupt bei der Präparation förmlich herausgeschält werden muss; sein vorderes verjüngtes Ende überragt die Praemaxillargegend um ein gutes Stück (Fig. 301). Der ganze Sack ist von Trigeminusästen überreichlich umsponnen und auf seiner medialen und hinteren Circumferenz strahlt der fächerartig sich ausbreitende Olfactorius herein. Die Choane liegt ziemlich weit von der Schnauzenspitze entfernt und mündet, von fibrösem Gewebe umrahmt, vor dem Antorbitalfortsatz in die Mundhöhle. Der Boden des Nasensackes ist grösstentheils fibrös. Im Innern erhebt sich die Riechschleimhaut, ganz ähnlich wie bei Cyclostomen und Polypterus, in zahlreiche, radiär stehende Falten, ein Verhalten, das uns hier zum letztenmal unter den Wirbelthieren begegnet.

Von jetzt an wird derselbe

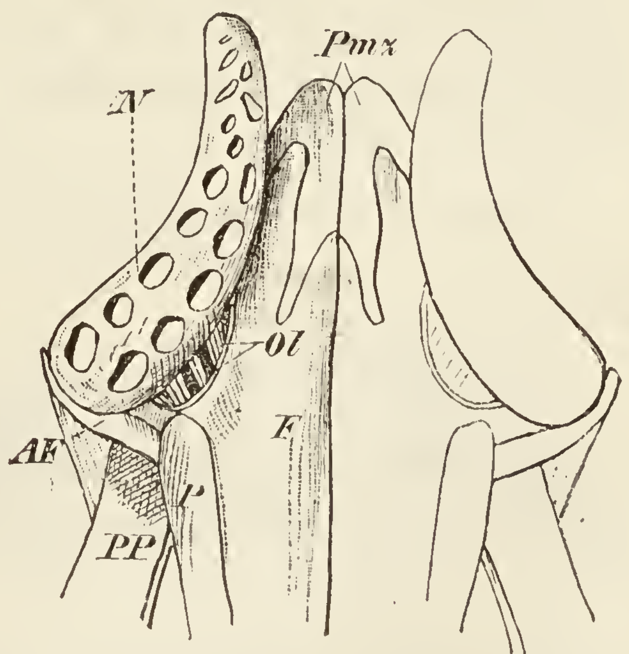


Fig. 301. Riechorgan von Menobranchus lat., von der Dorsalseite. *N* Riechsack, *Ol* Olfactorius, *Pmz* Praemaxillare, *F* Frontale, *P* Fortsatz des Parietale, *PP* Pterygopalatinum, *AF* Antorbitalfortsatz.

Zweck, d. h. eine Vergrösserung der Riechfläche, durch Vorsprünge der skeletogenen Schicht, d. h. durch sogenannte **Muschelbildungen** angestrebt.

Diese treten zum erstenmal, wenn auch noch in sehr rudimentärer Form auf bei gewissen Salamandrinen, so z. B. bei Plethodon glutinosus (Wiedersheim).

Man bemerkt hier (Fig. 302, *C*, *S*) an der seitlichen Nasenwand einen gleich hinter der Apertura nasalis externa beginnenden und bis in die Nähe der Choanen reichenden starken Knorpelwulst, der ins Nasenlumen einspringt. Er wird durch eine an jener Stelle auftretende Verdickung der Schleimhaut resp. des submucösen Bindegewebes (*S*) noch verlängert, so dass die aufsitzende Riechschleimhaut (*E*) in das Cavum nasale herein eine bedeutende Falte schlägt. Zugleich wird man gewahr, dass die Nasenhöhle in eine neben dem Septum nasale liegende **Haupthöhle** und in einen in das Cavum maxillare sich hineinziehenden viel niedrigeren Nebenraum, den man als **Kieferhöhle** bezeichnen kann, zerfällt. Diese Zweitheilung lässt sich bei allen über den Ichthyoden stehenden Urodelen, auch wenn sie keine eigentliche Nasenmuschel, sondern nur eine wulstartige Einragung besitzen, durchführen. Bei Derotremen sind keine Muschelbildungen nachgewiesen, von hohem Interesse ist aber hier das vom Skelet gelieferte Nasengerüste von Amphiuma, worauf ich schon bei der Anatomie des Schädels hingewiesen habe.

Die Nasenhöhlen aller Salamandriden, welche nicht mehr, wie bei Selachiern, Dipnoërn und Ichthyoden seitlich am Kopf, sondern vielmehr vorne, gerade vor dem Gehirne, gelagert sind, erstrecken sich in der Längsaxe des Schädels nach vorne bis zum Praemaxillare. Ihre Höhe und Breite nimmt nach hinten stetig zu, am höchsten sind sie längs dem Septum nasale. An der Umgrenzung der Choanen betheiligt sich in erster Linie das Vomero-palatinum, doch kommt auch der Primordialschädel in Betracht. Das Septum nasale, welches theils dem Chondrocranium entstammt, theils von den Praemaxillaria, den Vomero-palatina und wohl auch noch von den Stirnbeinen gebildet sein kann, ist nur ausnahmsweise solid, in der Regel enthält es einen Hohlraum **(Internasalraum)**, welcher die von der Mundschleimhaut aus sich entwickelnde und in dieselbe ausmündende **Glandula intermaxillaris** umschliesst (Fig. 302, *ID*).

Diese Drüse unterliegt in ihrer Ausdehnung nach den verschiedenen Gattungen der Urodelen den allergrössten Schwankungen. Hie und da wuchert sie sogar rechts und links in die Nasenhöhle hinein und kann sich bis nach hinten zur fibrösen Lamina cribrosa, d. h. unmittelbar bis vor das Cavum cranii erstrecken. Interessant ist,

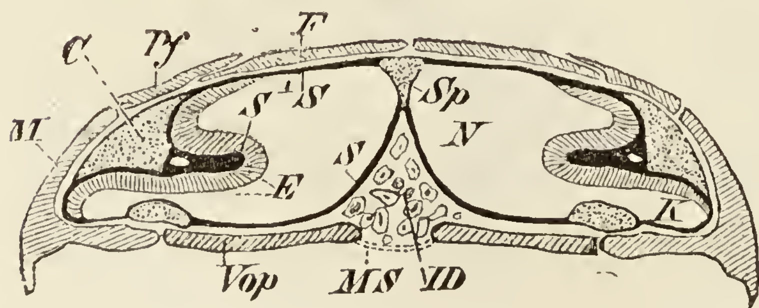


Fig. 302. Querschnitt durch die Riechhöhlen von Plethodon glutinosus. *SS* Riechschleimhaut, *N* Haupthöhle der Nase, *K* Kieferhöhle, *C* hyalinknorpeliger, *S*¹ fibröser Theil der Concha nasalis, welche das Riechepithel *E* weit in die Nasenhöhle vorstülpt, *ID* Intermaxillardrüse durch die Mundschleimhaut (*MS*) vom Cavum oris abgeschlossen, *F* Frontale, *Pf* Praefrontale, *M* Maxilla, *Vop* Vomero-palatinum, *Sp* Septum nasale.

dass das Organ beim Axolotl in Anpassung an die ichthyodenartige Lebensweise dieses Thieres eine starke Rückbildung erfahren hat, dass es aber bei der umgewandelten Form, bei dem Amblystoma Weismanni wieder zur stärksten Entfaltung kommt (Wiedersheim). Ich werde bei der Anatomie des Tractus intestinalis noch einmal darauf zurückkommen.

Ausser dieser Drüse finden sich noch drei **eigentliche Nasendrüsen**, welche alle in das Cavum nasale münden; die eine liegt in einer leichten, gleich hinter der Apertura nasalis externa gelegenen Ausbuchtung der seitlichen Nasenwand, die zweite hinter den Choanen am Dach der Mundhöhle und die dritte im vordersten Winkel der Orbita. Der Ausführungsgang der letzteren perforirt das Praefrontale (Wiedersheim).

Das erstmalige Auftreten jener Drüsenapparate im Bereich des Riechorgans ist insofern sehr bemerkenswerth, als die für die Integrität des Riechepithels nöthige Feuchtigkeit nicht mehr von dem umgebenden Medium, sondern von dem Thiere selbst geliefert wird.

Der Thränencanal mündet auf der lateralen Nasenwand unter dem Wulst, der die obgenannte seitliche Ausbuchtung von der Haupthöhle trennt. Von hier läuft er nach rückwärts zwischen der knorpeligen Seitenwand und dem zu diesem Behufe eingefurchten Os maxillare, tritt dann in die Naht zwischen Maxillare und Praefrontale, und endlich in den letzteren Knochen selbst, worin er meist schon in zwei Aeste zerfällt. Diese verlassen den Knochen noch vor seinem Augenhöhlenrande und münden getrennt von einander im innern Augenwinkel aus (Born).

ANUREN.

Im Gegensatz zu den Urodelen, wo wir im Aufbau der Nase noch sehr einfachen Verhältnissen begegneten, repräsentirt die Nasenhöhle der Anuren ein sehr complicirtes Spaltensystem, bei dessen Darstellung ich im Wesentlichen der ausgezeichneten Schilderung von G. Born folge.

In Folge verschiedener, von den Wänden vorspringender Prominenzen (Muscheln) unterscheidet man im hinteren Nasenbezirk, unmittelbar vor den Choanen einen dem Septum anliegenden, oberen Hauptnasenraum, sowie einen unteren, schmäleren Raum, welcher von der Maxille umgeben ist und der Kieferhöhle der Urodelen entspricht. Dieser letztgenannte Raum wird vom ersteren durch einen Knorpelwulst und eine Drüse so weit abgeschnürt, dass beide nur noch durch einen engen, schief aufsteigenden Spalt communiciren (Fig. 303 †).

Der untere Nasenraum mündet nach hinten in die Choane aus, setzt sich aber jenseits derselben noch weiter in die Kieferhöhle fort, welch' letztere sich medianwärts gegen die Mundhöhle hinein öffnet. Dies beruht auf der Kürze des Gaumens. Verlängert sich dieser nach rückwärts, so wird der bei der Schilderung des Kopfskeletes schon gewürdigte Zustand der höheren Wirbelthiere geschaffen, bei denen das Antrum maxillare sich nur in das Cavum oris öffnet.

Sowohl der untere (Fig. 303, *K*) als der obere Nasenraum (*on*) endigen nach vorne in zwei Blindsäcke, die nach vorne von der oben erwähnten Communicationsspalte durch eine horizontale Scheidewand getrennt sind. Dazu kommt nun noch ein dritter Nasenraum, welcher

eine Seitenbucht des unteren darstellt (seitlicher Nasensack, Born). Genau genommen liegt er zwischen der unteren und einer seitlichen Ausbuchtung des oberen, in welch' letztere die äussere Nasenöffnung mündet (Fig. 303, *Sn*).

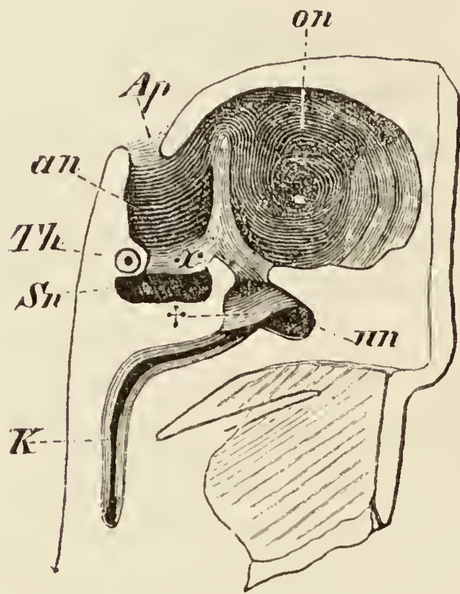


Fig. 303.

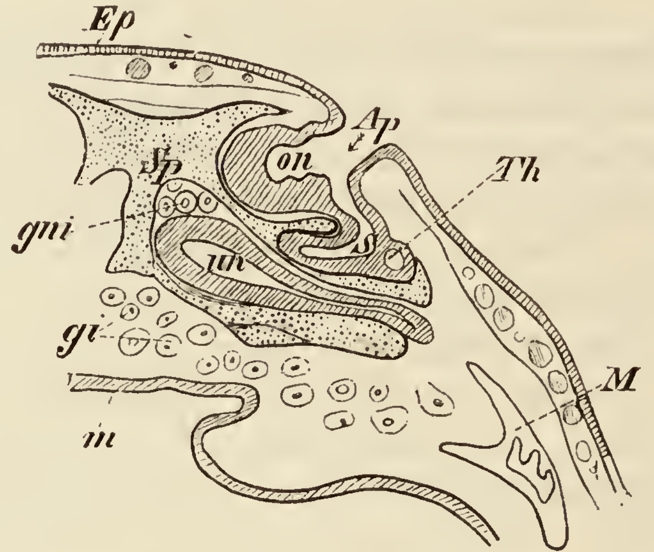


Fig. 304.

Fig. 303. Querschnitt durch die Nasenhöhle von Pelobates, von hinten gesehen, nach Born. *on* Oberer Hauptnasenraum, welcher bei *an* eine seitliche Ausbuchtung erzeugt, *Ap* Apertura nasalis externa, *Sn* Seitlicher Nasenraum, welcher durch den Wulst *x* vom oberen Nasenraum getrennt wird. *un* Unterer Nasenraum, welcher sich in die eigentliche Kieferhöhle *K* fortsetzt, † enge Communicationsöffnung zwischen ihm und dem oberen Nasenraum, *Th* Thränencanal im Querschnitt.

Fig. 304. Querschnitt durch die Nasenhöhle einer Larve von Rana escul. nach G. Born. *on*, *un*, *S* Oberer, unterer und seitlicher Nasenraum, *Ap* Apertura nasalis externa, *Th* Thränennasengang, *gni* untere Nasendrüse, *gi* Intermaxillardrüse, *Sp* Septum nasale, *M* Maxilla, *Ep* Epidermis, *m* Mucosa oris.

Die Anuren besitzen dementsprechend drei wohl differenzirte Nasengänge, die durch complicirte, von der medialen Seite der knorpeligen Auskleidung der Nasenhöhle einspringende, muschelartige Spangen von einander geschieden werden. In Folge davon liegt ein jeder Nasengang in einer besonderen, ihn mehr oder weniger vollkommen umschliessenden Knorpelschale.

So sehen wir also, dass die Nasenhöhlen der Anuren in räumlicher Ausdehnung den Urodelen gegenüber bedeutend beschränkt sind und gerade darin ist wohl der Hauptgrund des Auftretens eines so complicirten Faltensystems resp. der Muschelbildungen zu suchen.

Die sogenannte Nasenmuschel der Autoren (die Cornets von Cuvier oder das Septo-maxillare von Parker) ist nicht im Sinne einer solchen, sondern als Os lacrimale aufzufassen (Born). Unterhalb desselben liegt die Einmündung des Thränencanales in die Nasenhöhle, und bei Bombinator wird der Knochen selbst von dem Canal durchsetzt. Die obere vordere Ecke des Lacrimale umgrenzt von hinten her das äussere Nasenloch.

Man unterscheidet in der Regio nasalis der Anuren vier verschiedene Drüsen, wovon zwei in die Nasen-, und zwei in die Mundhöhle einmünden.

Die eine Drüse (Fig. 304, *gni*) der ersten Gruppe verbreitet sich gewöhnlich längs dem Septum und mündet in den unteren Nasenblindsack. (Untere Nasendrüse: Born). Ihre Schläuche sind hie und da (am meisten

bei Bombinator) mit denjenigen der Gl. intermaxillaris (Fig. 304, *gi*) enge verfilzt und oft schwer davon zu sondern.

Die zweite Drüse der ersten Gruppe ist uns schon bei den Urodelen begegnet. Wie hier, so liegt sie auch bei den Anuren an der äusseren Wand der Nasenhöhle und mündet hier in den oberen Nasenblindsack aus. Ihre Schläuche umspinnen den nasalen Anfang und die Einmündung des Thränencanales. (Obere Nasendrüse: Born).

Von den beiden in den Rachen mündenden Drüsen ist die eine die uns ebenfalls von den Urodelen her schon bekannte Intermaxillardrüse. Während sie aber bei letzteren zum grössten Theil im Septum nasale liegt, treffen wir sie bei Anuren, welche sämmtlich durch eine dünnwandige, durchaus solide Nasenscheidewand charakterisirt sind, in dem grossen Raume gelagert, welcher sich hinter dem vorwerkartig vom knorpeligen Nasengerüst abgehobenen Praemaxillare vorfindet. Die Drüsenschläuche dringen von hier aus nach rückwärts in den unteren Nasenblindsack hinein, bald spärlicher (Bufonen), bald massenhaft (Bombinator); auch schieben sich ihre Ausläufer zwischen die Gaumenplatte des Oberkiefers und die Kieferhöhle ein.

Der Dilatator narium wirkt als Compressor der Intermaxillardrüse und diese mündet mit zahlreichen (20—25), im vordersten Gaumenwinkel dicht neben einander gelagerten Ausführungsgängen in die Mundhöhle.

Die vierte Drüse endlich bildet ein hinter den Choanen liegendes queres Band und öffnet sich theils in die Choanen, theils an zwei symmetrischen Stellen (die Drüse ist ursprünglich paarig) in den Rachen (Born).

Ausser den grossen Nasendrüsen finden sich bei Anuren und Urodelen in der Riechschleimhaut noch eine grosse Zahl kleinerer Drüsen, wie sie auch bei den höheren Wirbelthieren unter dem Namen der Bowman'schen Drüsen bekannt sind.

Der von einem Flimmerepithel ausgekleidete Thränenkanal geht vom hinteren Ende des seitlichen Nasenblindsackes aus, durchsetzt die äussere knöcherne Wand desselben, d. h. das Lacrimale und zieht von da aus weiter nach rückwärts auf das untere Augenlid zu. Er liegt dabei zwischen Haut und einem Theil des knorpeligen Nasengerüstes. Im weiteren Verlauf überschreitet er oberhalb des Maxillare den Antorbitalfortsatz und zerfällt am unteren Augenlid in zwei Aeste, die getrennt, hinter einander am freien Rande der inneren Hälfte des unteren Augenlides ausmünden.

GYMNOPHIONEN.

Die Gymnophionen documentiren ihre Sonderstellung im System auch durch die Organisation ihres Geruchsorgans, welches sich in seiner Architectur weder mit demjenigen der Anuren noch mit dem der Urodelen direkt vergleichen lässt. Gleichwohl ist nicht zu leugnen, dass Anklänge an beide existiren, doch ist die Aehnlichkeit mit den Anuren eine ungleich grössere. Um nun die äusserst complicirten Verhältnisse deutlich zur Anschauung bringen zu können, muss ich nothwendigerweise etwas weiter ausholen und zuerst mit der Schilderung der skeletogenen Grundlage des Geruchsorgans beginnen.

Wie bei Anuren, so findet sich nämlich auch hier ein durch die Trabekelconcrescenz erzeugtes „Os en ceinture", welches als Lamina cribrosa fungirt und den Abschluss des Cavum cranii nach vorne zu Stande bringt (Fig. 305, *E*). Fest damit verbunden ist ein schlankes,

fast bis zur Schnauzenspitze sich erstreckendes, knöchernes Septum nasale (Fig. 305, *Se*), das keine Spur einer Intermaxillarhöhle im Sinne der Urodelen erkennen lässt, sondern wie bei Anuren und Amphiuma durchaus solid ist.

Ausserdem wächst basalwärts vom Os en ceinture eine starke Knochenplatte (E^1) vor, die dem Vomer auflagernd, einen grossen Theil des hier doppelten Nasenbogens constituirt. Nach vorne zu wird diese Platte noch um ein Ziemliches vom Vomer *(Vo)* überragt und indem dieser Knochen sich an die Gaumenplatte des Naso-praemaxillare *(Npr)* anlegt, wird der Nasenboden durch diese beiden Knochen nach vorne zu abgeschlossen. Lateralwärts tritt noch der Oberkiefer und das damit verschmolzene Gaumenbein *(Palm)* hinzu und so habe ich sämmtliche vom Skelet gelieferte Theile des Nasenskeletes der Gymnophionen geschildert.

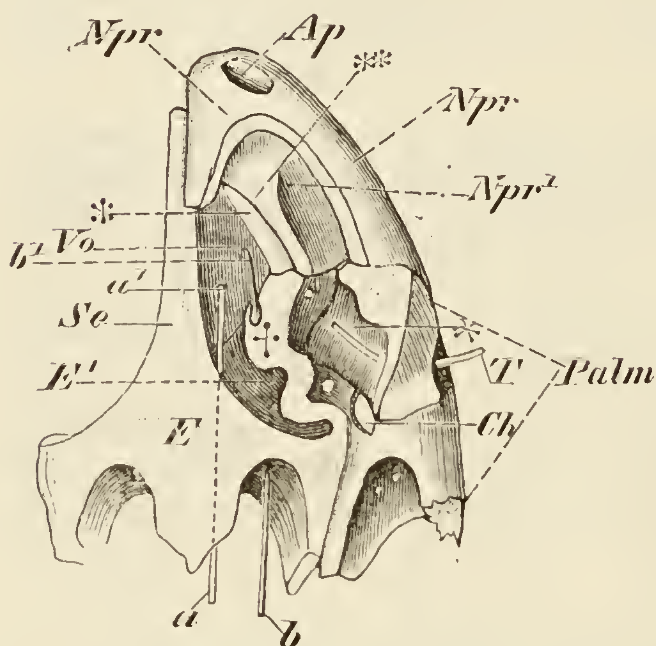


Fig. 305. Rechte Nasenhöhle von Siphonops annulatus von der Dorsalseite her aufgesprengt. *E* Ethmoid (Os en ceinture), E^1 basale Ethmoidplatte, bei † zu einem Kamme sich erhebend, welcher vom ventralen Ast des Olfactorius (vergl. die durchgelegte Sonde bei *b*, b^1) durchbohrt ist, die Sonde *a* bedeutet den dorsalen Ast des Olfactorius, *Se* Septum nasale, *Vo* Vomer, *Npr* Nasopraemaxillare, Npr^1 derjenige Theil des Nasopraemaxillare, der sich am Aufbau des Nasenbodens betheiligt, *** Knochenleisten, welche die beiden letztgenannten Knochen am Nasenboden erzeugen, *Ap* Apertura nasalis externa, *Palm* Palatomaxillare bei *T* von den Canälen der Tentakeldrüse durchbohrt, * vordere Wand der Choanenröhre, *Ch* Choane.

Die eben betrachtete, einen Theil des Nasenbodens formirende Platte des Os en ceinture, d. h. des Ethmoids, erzeugt zusammen mit dem Vomer einen starken Knochenwall, der anfangs, weit gegen das Nasendach emporragend, mit dem Septum nasale parallel zieht (Fig. 305, †), weiter nach vorne aber, wo er vom Naso-praemaxillare und vom Vomer gebildet wird, medianwärts ablenkt und zugleich immer niedriger wird (Fig. 305, *, **). In Folge davon besteht das vordere Drittel der Nasenhöhle, wie bei Urodelen, nur aus einem einzigen, einheitlichen Raum, der ganz wie dort in eine grössere mediale, neben dem Septum gelegene und eine kleinere, laterale Ausbuchtung zerfällt. Eine ganz ähnliche Theilung in zwei Räume existirt auch in Folge jenes, vom Nasenboden sich erhebenden Knochenkammes im ganzen übrigen Nasenraume und dass der laterale Raum der Kieferhöhle der Urodelen homolog ist, ist deutlich nachzuweisen. Beide Räume stehen, wenn man sie sich im frischen Zustande von der Schleimhaut überzogen denkt, an Stelle der höchsten Erhebung jener basalen Knochenleiste nur durch eine enge Spalte (Fig. 306, *Ri*) in Communication.

Es liegt auf der Hand, dass die vom Boden der Nasenhöhle sich erhebende Crista, indem sie die Riechfläche ausserordentlich vergrössert, nicht nur functionell, sondern auch morphologisch einer Muschel entspricht, denn wir begegnen hier zum erstenmal Spuren eines Sieb-

beinlabyrinthes, das allerdings mit demjenigen der höheren Thiere nicht direct parallelisirbar ist.

Von der Kieferhöhle führen seitlich zwei kleine Oeffnungen hinaus auf die Wangengegend, wo sie in der gleich näher zu schildernden Tentakelfurche ausmünden. Sie werden von den beiden Ausführungsgängen einer Drüse durchsetzt, die wir später unter dem Namen der Tentakeldrüse (Wiedersheim) kennen lernen werden (Fig. 306, *Ca*[1], *Td*).

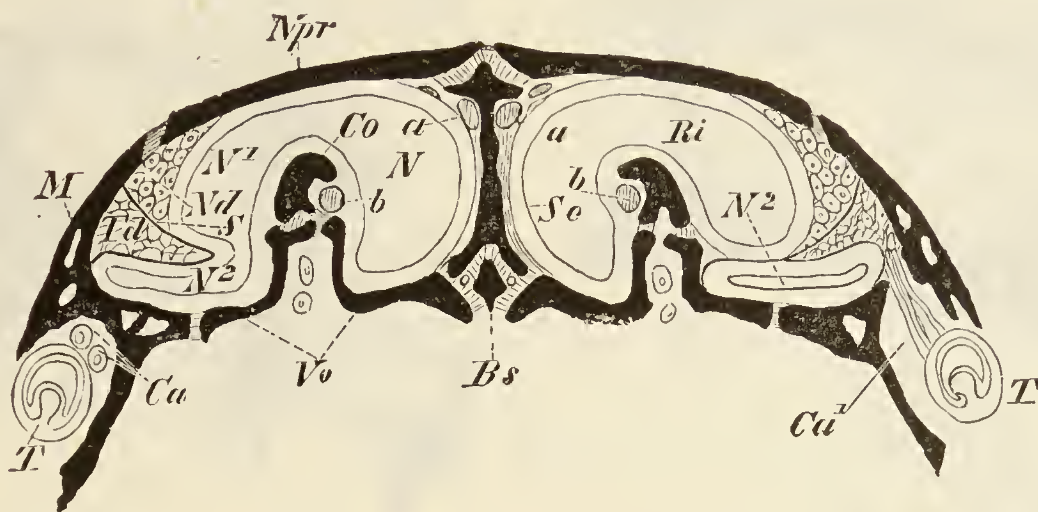


Fig. 306. Querschnitt durch die beiden Nasenhöhlen von Siphonops annulatus N Haupthöhle, N^1 Kieferhöhle, die sich bei N^2 noch einmal zu einem Nebennasenraume absackt, welcher nach vorne zu blind geschlossen endigt (da der Schnitt schief gegangen ist, so sieht man dies auf der rechten Seite der Figur). Es ist dies das Jakobson'sche Organ. *Ri* Verbindungsgang zwischen Hauptnasenhöhle und Kieferhöhle' *Co* Muschel vom Ethmoid und vom Vomer (*Vo*) gebildet (beide hängen durch fibröses Gewebe zusammen), *a*, *a* dorsale, *b*, *b* ventrale Olfactoriusäste, *Nd* Nasendrüse, durch ein fibröses Septum (*S*) von der Tentakeldrüse (*Td*) getrennt, *Ca*, Ca^1 Ausführungsgänge derselben, links quer, rechts schief vom Schnitte getroffen und bis zur Drüse hinein in der Zeichnung ergänzt, *T* der sogenannte Tentakel sammt seinem Canal im Querschnitt, *Bs* vorderster Schnabel des Basisphenoids, *Se* Septum nasale, *Npr* Naso-praemaxillare, *M* Maxillare.

Nach hinten und unten stürzt die Kieferhöhle in die mächtige, entweder nur vom Palatinum (Siphonops annulatus) oder von diesem und dem Vomer gebildete Choanenröhre ab. Der Haupt- oder mediale Nasenraum setzt sich noch weit hinter den Choanen in Form von zwei Blindsäcken in die Knochenmasse der Lamina cribrosa fort.

Einer ganz besonderen Betrachtung werth ist die Regio nasalis der Gattung Coecilia. Hier existirt nämlich neben der aus den bekannten zwei Abschnitten gebildeten Hauptnasenhöhle noch eine dritte, von jenen ganz unabhängige Nasenhöhle. Sie beginnt blindgeschlossen in der Substanz des Oberkieferknochens und zwar in der Nähe der vorderen Circumferenz seiner Seitenplatte (Fig. 307 **A**). Von hier aus läuft sie, rings von Knochen umschlossen, eine kurze Strecke nach rückwärts, verbreitert sich darauf bedeutend (Fig. 307 **B**, **C**), und mündet dann medianwärts in das Cavum nasale principale aus. So beim macerirten Schädel.

Frisch untersucht erkennt man jedoch bald, dass ein Zusammenfluss mit der Nasenhöhle nicht statt hat, indem eine starke Bindegewebsmembran (Fig. 307 **B**, *Bg*) die Rückwärtsverlängerung jenes Maxillarcanales in die Nasenhöhle von letzterer hermetisch abschliesst und ihn so lange begleitet, bis er im vorderen Abschnitt der Choane in die Mundhöhle durchbricht (Fig. 307, **D**).

Es handelt sich somit um eine Weiterbildung jenes Verhaltens, wie es uns bei Siphonops entgegentritt, d. h. die hier noch bestehende, freie

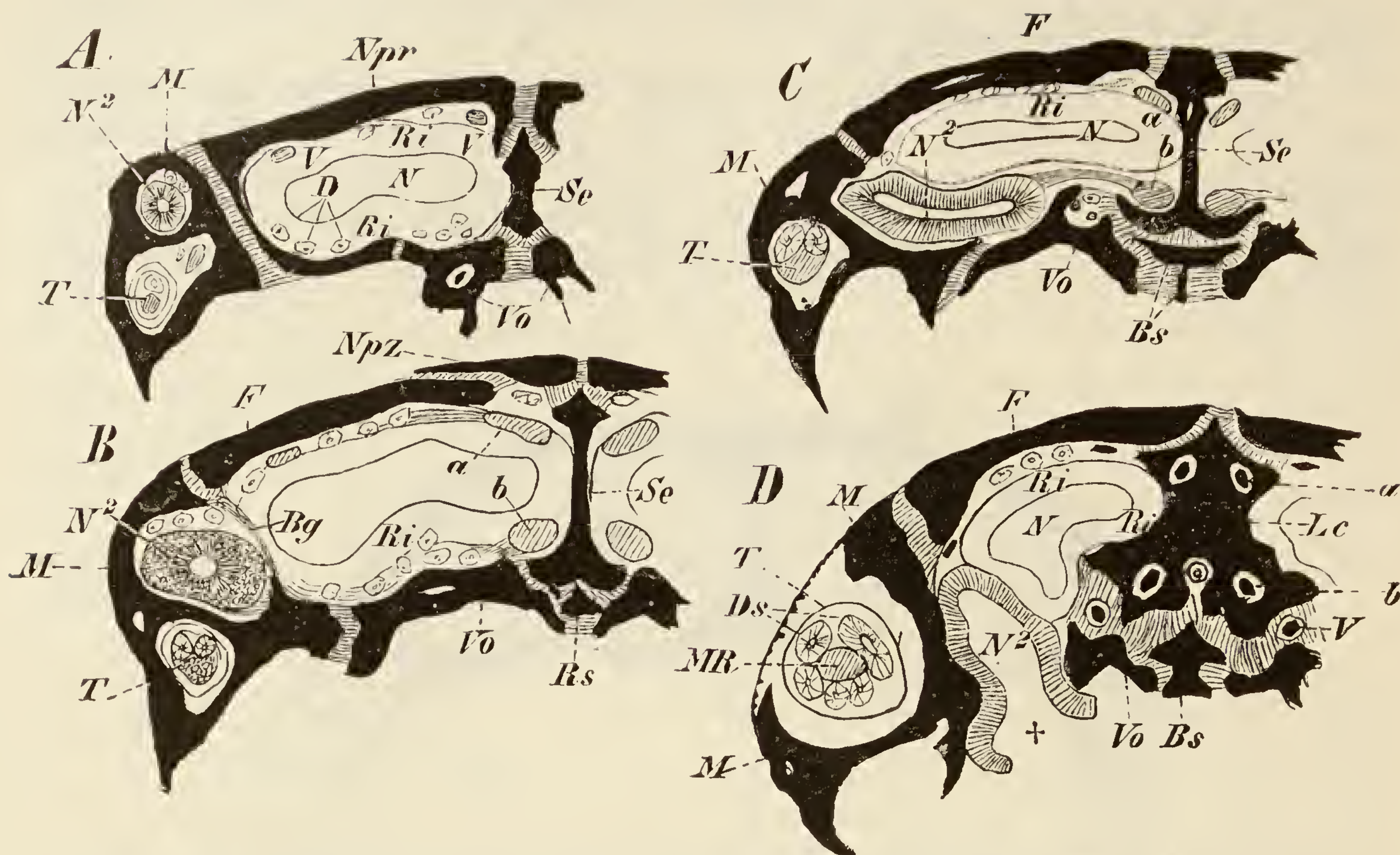


Fig. 307. *A—D* Querschnitte durch das Cavum nasale von Coecilia rostrata. Die Ebenen der 4 Schnitte liegen der Art hintereinander, dass *A* am meisten nach vorne, *D* am meisten nach hinten liegt. *Npr* Nasopraemaxillare, *Se* Septum nasale; *Lc* Lamina cribrosa (Ethmoid), *F* Frontale, *Vo* Vomer, *Bs* Basisphenoid, *N* Hauptnasenhöhle. — N^2 Nebennasenhöhle, welche sich auf Fig. *B* und *C* mehr und mehr in die Länge streckt und bei *D* (†) in die Mundhöhle durchbricht, *T* der sogenannte Tentakel mit seiner Drüse (*Ds*) und seinem Musculus retractor (*MR*), *Bg* Bindegewebiges Septum zwischen Haupt- und Nebennasenhöhle, *a*, *b* dorsaler und ventraler Ast des Olfactorius, *VV* Trigeminus (Ram. nasalis), *Ri* Riechschleimhaut, *D* Bowman'sche Drüsen.

Communication zwischen der Haupt- und Nebennasenhöhle ist bei Coecilia aufgehoben, es ist zu einer vollkommenen Abkammerung beider gekommen; oder anders ausgedrückt: das **Jakobson'sche Organ**, als welches wir jenen Nebennasenraum später auffassen lernen werden, ist bei Siphonops auf einer embryonalen Stufe seiner Entwicklung stehen geblieben (Wiedersheim). Zugleich liegt hier so wenig wie bei der Gattung Epicrium die Nebennasenhöhle in der Substanz des Oberkiefers, sondern wird nur lateralwärts von ihm umspannt und im Uebrigen, wie uns bereits bekannt ist, von Bindegewebe begrenzt. Bei Epicrium wird sie ausserdem noch durch eine Knorpellamelle in zwei Blindsäcke zerfällt.

Unterhalb dieser Nebennasenhöhle läuft noch ein zweiter Canal im Oberkiefer und dieser öffnet sich weiter nach hinten in die Orbita. Er dient zur Einlagerung eines Gebildes, das allen Gymnophionen, sonst aber keinem andern Wirbelthier zukommt und das man früher als ein Tentaculum (Joh. Müller), d. h. als ein Fühlorgan auffassen zu müssen glaubte, dessen wahre physiologische Bedeutung jedoch bis heute noch nicht klar ist[1]). Es besteht im Wesentlichen aus einer, in der Orbita gelegenen, fibrösen, von starken Muskeln umsponnenen Blase (Fig. 308 *Cg*), die sich nach vorne in den oben beschriebenen Canal des Oberkiefers hinein röhrenartig verlängert und an der freien Wangenfläche, mehr oder weniger weit von der Schnauze entfernt, ausmündet („falches Nasenloch“ der Autoren).

1) Nach P. B. und C. F. Sarasin fehlt der „Tentakel“ noch den Larven von Epicrium, während das Auge noch viel deutlicher ist, als später.

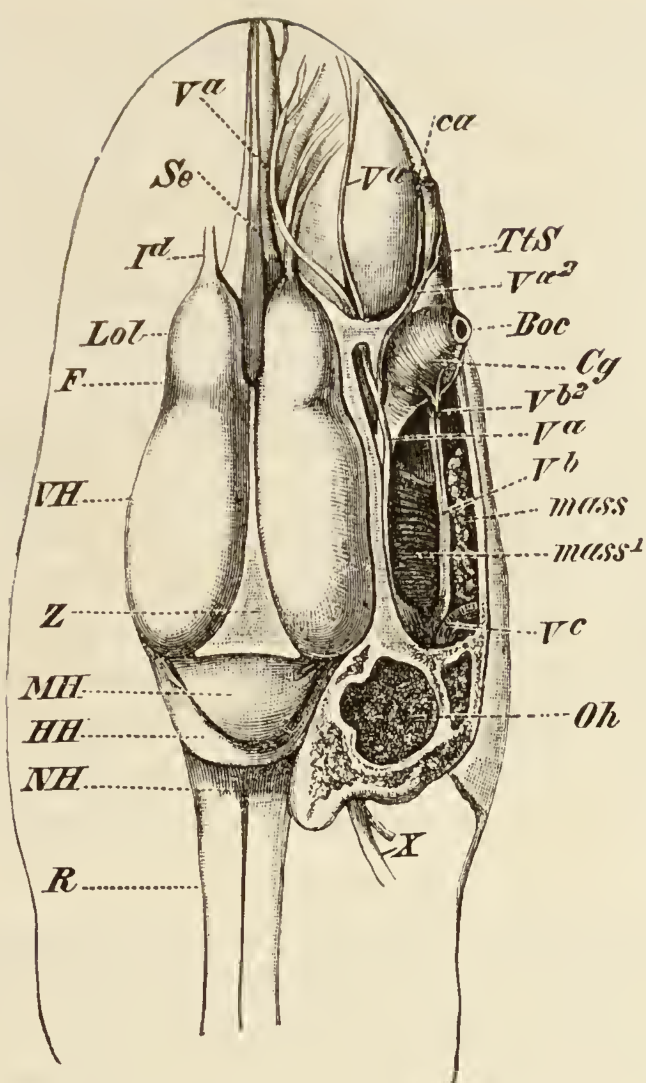


Fig. 308.

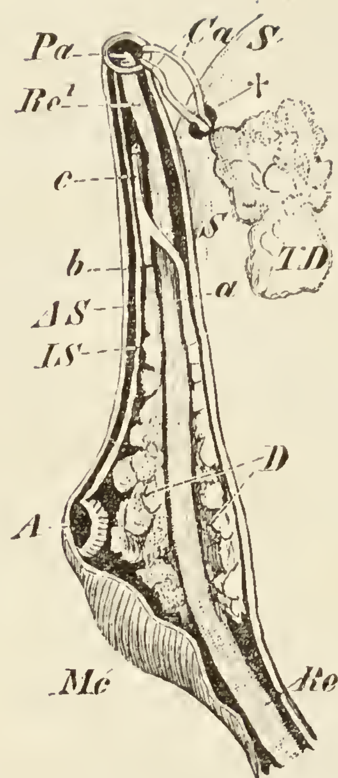


Fig. 309.

Fig. 308. Gehirn von E p i c r i u m g l u t i n o s u m in situ, dorsale Ansicht. *VH* Vorderhirn, durch eine Furche (*F*) von den Riechlappen (*Lol*) abgesetzt, *Z* Zirbel, *MH* Mittelhirn, *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn, *R* Rückenmark, *Se* Septum nasale, *Id* dorsales Riechnervenpaar, Va, Vb, Vc erster, zweiter und dritter Ast des Trigeminus, Va^1 und Va^2 Seitenäste des ersten Astes, wovon sich der eine zur Riechschleimhaut, der andere zur Scheide (*TtS*) des Tentakels begiebt. Der die Tentakeldrüse umwickelnde Constrictor (*Cg*) wird von einem Seitenaste des zweiten Trigeminus versorgt. *X* Vagus, *ca* Ausführungscanäle der Nasendrüse, welche sich in die Tentakelscheide einsenken. *Boc* Bulbus oculi, *mass* $mass^1$ die zwei Portionen des Masseter, *Oh* Ohrkapsel.

Fig. 309. Der sogenannte Tentakel von C o e c i l i a o x y u r a von der Dorsalseite geöffnet. Linke Seite. *Mc* Musculus constrictor, *Re* Musculus retractor, welcher bei Re^1 sehnig wird und in die Leiste oder Papille *Pa* einstrahlt, *D* die von dem Constrictor umschlossene, grosse Drüse mit ihren zwei Ausführungsgängen (*a*, *b*), welche weiterhin zu einem einzigen Gang (*c*) confluiren, *IS*, *AS* Innere und äussere fibröse Röhre, *A* Auge, *S*, *S* Schädel mit der hindurchschimmernden, in der Nasenhöhle liegenden Tentakeldrüse (*TD*). Bei † treten deren Ausführungsgänge (*Ca*) aus dem Schädel heraus, um sich nach kurzem Lauf in die Tentakelscheide einzusenken.

Diese schlauchartig verlängerte Partie besteht aus zwei, ineinandersteckenden, fibrösen Röhren (Fig. 309, *IS*, *AS*).

Das Innere der Blase ist angefüllt mit einer Menge von Drüsenschläuchen (Orbitaldrüse), welche ihr Sekret in zwei Canäle entleeren und welche ich als eine modificirte H a r d e r ' s c h e D r ü s e auffasse (Fig. 309, *a*, *b*) (Wiedersheim).

Diese kommen in die schlauchförmige Verlängerung des Organs zu liegen, allwo sie in e i n e n Canal confluiren, der sich in die innere fibröse Röhre öffnet. Inmitten dieser Drüsenmassen findet sich ein von der trabecularen Seitenwand des Schädels entspringender, die Längsaxe des ganzen Apparates durchsetzender Muskel (Fig. 309, *Re*), der sich in der Nähe seines Vorderendes an einer, mit der Innenwand des Canales verwachsenen Leiste inserirt. Letztere spitzt sich nach vorne gegen die Canalmündung zu einer

freistehenden, pilzförmigen oder wohl auch fingerförmigen Papille zu (Figur 309, *Pa*), welche mehr oder weniger weit aus der Canalöffnung hervorgestülpt und dann durch jenen Längsmuskel, der als Retractor wirkt, wieder zurückgezogen werden kann. Leiste und Papille sind von einem das ganze Canallumen auskleidenden Cylinder-Epithel überzogen. Ganz an ihrem vorderen Ende wird die Canalwand medianwärts von den oben schon erwähnten, aus der Nasen- resp. Kieferhöhle austretenden Drüsencanälen durchbohrt, so dass die Papille, welche schon von dem Secret der Orbitaldrüse benetzt wird, auch noch von jener Seite her angefeuchtet werden kann.

Was diesem complicirten Apparat für eine Bedeutung zukommt, ist schwer zu sagen. Nerven sind in der Papille bis jetzt nicht nachgewiesen, sie erscheint vielmehr nur als letzter Ansatzpunkt der Sehne des M. retractor. Am ehesten könnte man, falls sich das Secret jener beiden Drüsen als ein giftiges herausstellen sollte, an eine Vertheidigungswaffe denken. Die im Strahl erfolgende, unter starker Muskelwirkung stehende Entleerung des Sekretes ist jedenfalls dem Willen des Thieres unterworfen und dient ihm bei seinem nächtlichen Leben vielleicht auch als Betäubungsmittel für seine Beute und so indirect als Hülfsorgan für das verkümmerte Auge.

Kehren wir nach dieser Abschweifung wieder zu der Nasenhöhle der Gymnophionen zurück. Es ist dabei noch aufmerksam zu machen auf den fast gänzlichen Mangel an Knorpelsubstanz, welche beim Geruchsorgan der übrigen Amphibien, wie namentlich der Anuren, eine so grosse Rolle spielt. Einzig und allein bei Epicrium finden sich deutliche Knorpelspuren am Dach, Boden und der Seite des Cavum nasale.

Ferner ist noch zweier Drüsen zu gedenken, welche beide übereinander in der lateralen Partie der Nasenhöhle, also in der Kieferhöhle liegen. Sie sind durch einen bindegewebigen Vorhang sowohl von einander als vom Cavum nasale abgegrenzt. Nur die obere, grössere, mündet in die Nasenhöhle (Fig. 306, *Nd*), weshalb wir sie Nasendrüse heissen wollen, die andere steht, wie wir wissen, zu dem Tentakel in Beziehung (Tentakeldrüse) (Fig. 306, *Td*). Coecilia rostrata besitzt keine Nasendrüse. Ausser diesen beiden Drüsen finden sich, wie bei den übrigen Amphibien, noch Bowman'sche Drüsen.

Dass bei den Gymnophionen vier Riechnerven, je zwei auf einer Seite, existiren, habe ich bei der Schilderung des Olfactorius (siehe das Capitel über die Hirnnerven) schon betont. Der ventrale Ast versorgt den ganzen Boden der Nasenhöhle, sowie die Nebennasenhöhle mit ausserordentlich starken Fasern. Offenbar handelt es sich also hier, in Anbetracht des rudimentären Auges und der Taubheit (vergl. das Gehörorgan) dieser Thiere, um ein vicarirendes Eintreten des übermächtig entwickelten Riechorgans (vergl. pag. 429).

Ein Thränencanal ist bei Gymnophionen nicht nachzuweisen.

d) Reptilien.

Das bei Fischen seitlich, bei den Amphibien dagegen, wie oben bemerkt, gerade vor dem Gehirn liegende Geruchsorgan zeigt von den Reptilien an das Bestreben, sich mehr und mehr nach hinten auszuziehen und

sich so, gleichen Schritt haltend, mit dem Vorwachsen des Gesichtsschädels und mit der Gaumenbildung (siehe Kopfskelet) mehr oder weniger unter das Gehirn hinunter zu schieben.

Das complicirteste Riechorgan unter allen Reptilien besitzen die Crocodilier, viel einfacher gebaut ist dasjenige mancher Chelonier, der Saurier, Scinke und Ophidier. Die drei letzteren können, da sie hierin keine principiellen Abweichungen erkennen lassen, zusammen betrachtet und sollen ihrer einfachen Verhältnisse wegen zuerst abgehandelt werden.

Bei allen **Sauriern** zerfällt die Nasenhöhle in zwei Abtheilungen, eine äussere und eine innere. Erstere, welche aus dem Zugang zur Nasenhöhle der Amphibien herausentwickelt gedacht werden muss, kann man mit Leydig passend als Vorhöhle, die innere dagegen als eigentliche Nasenhöhle oder als Riechhöhle bezeichnen (Fig. 310, *AN*, *JN*).

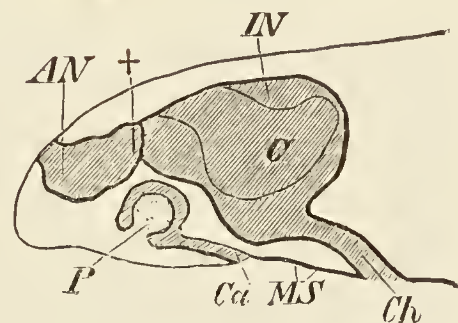


Fig. 310. Schematische Darstellung des Geruchsorganes einer Eidechse, Sagittalschnitt. *AN*, *IN* Aeussere und innere Nasenhöhle, † Röhrenartige Verbindung zwischen beiden, *Ch* Choane, *P* Papille des Jakobson'schen Organes, *Ca* dessen Communication mit der Mundhöhle, *MS* Mundschleimhaut.

Die Vorhöhle ist, der tiefen Einsenkung des Organs entsprechend, sehr geräumig und da sie eine Einstülpung des Integumentes darstellt, so ist ihre Mucosa als transformirte Epidermis mit platten Epithelien ausgestattet. Drüsige Bildungen, sowie Olfactorius-Elemente fehlen gänzlich.

Die vom Praemaxillare, dem Maxillare, dem Nasale und der gleich näher zu schildernden Concha begrenzte und von Knorpel ausgekleidete Vorhöhle stellt kein einfaches Cavum dar, sondern wird durch eine vom oberen, freien Rand der Concha entspringende Schleimhautfalte in zwei, wenn auch nur unvollkommen getrennte Abschnitte zerlegt (Leydig).

Auf der Grenze zwischen Vorhöhle und eigentlicher Riechhöhle mündet mittelst eines einfachen Ausführungsganges eine lateralwärts von der Nasenkapsel in der Muschel liegende Drüse mit sattgelbem Secret. Sie stellt wahrscheinlich ein Homologon der sogenannten Nasendrüse der Vögel vor.

Die vom Olfactorius reichlich versorgte, innere Nasenhöhle, welche mit der äusseren entweder in einem und demselben (z. B. Lacerta, Ameiva, Pseudopus) oder auch in höherem Niveau liegt (Leguane, Chamaeleonten), ist ungleich länger und überhaupt viel geräumiger als die letztere. Ihre Wände werden theils vom Oberkiefer, theils von den Nasenbeinen und dem Thränenbein gebildet, der Boden vom Vomer. Nach vorne communicirt sie durch eine rundliche Oeffnung mit der Vorhöhle, nach hinten abwärts liegt die schlitzartige Choane (Fig. 310). Oben von der Aussenwand der inneren Nasenhöhle entspringt eine grosse, durch den ganzen Raum sich erstreckende, knorpelige, nach innen gegen das Septum nasale um-

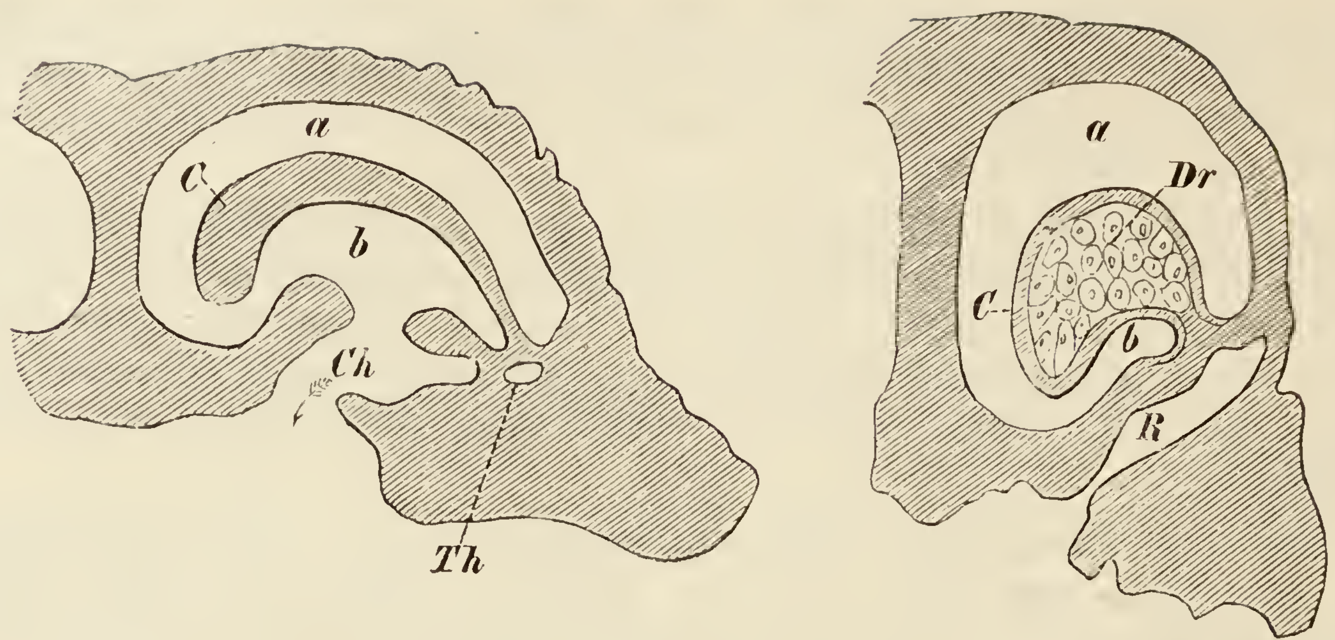


Fig. 311. Zwei Querschnitte durch die Nasenhöhle von Lacerta, nach Born. *C* Concha mit der Drüse *Dr*, *a* Cavum superius-, *b* Cavum inferius der Nasenhöhle, *Ch* Choane, *Th* Thränengang, *R* Rinne am Dache der Mundhöhle von der Choane bis zur Ausmündungsstelle des Jakobson'schen Organes.

gerollte Muschel (Fig. 311, *C*), die sich mit ihrem unteren Rand in eine am Boden der Nasenhöhle d. h. im Vomer befindliche Bucht einfalzt und nach hinten den Eingang zur Choane überlagert. Diese Muschel, welche die Riechhöhle in ein Cavum superius und inferius zerfällt (Fig. 311, *a*, *b*), ist fast bei allen Sauriern, sowie auch bei Schlangen gut entwickelt, den Chamaeleonten und Leguanen dagegen geht eine eigentliche Muschel ab (Solger).

So konnten wir also bei Sauriern, Scinken und Ophidiern nur eine einzige, wohl ausgeprägte, dorsal mit Riechepithel überzogene Muschel constatiren, welche ontogenetisch und phylogenetisch sehr früh auftritt und zwar als ein dicht über der Kieferhöhle liegender Vorsprung der Seitenwand der eigentlichen Nasenhöhle. Sie muss ihren topographischen Beziehungen nach als von den Urodelen herauf vererbt angesehen werden und ist somit als primäre Muschel eine sehr alte Errungenschaft. Die Ausmündung des Thränenganges liegt in der Regel unter ihr, bei Geckotiden jedoch mündet jener nicht in die Nasenhöhle, sondern in eine Furche am Dache der Rachenhöhle. Entweder sind 2 Oeffnungen vorhanden oder ist die Ausmündungsstelle einfach und lang aufgeschlitzt (Born).

Je höher die functionelle Anforderung an die Muschel wird (Ausbreitung der Riechschleimhaut), desto complicirter wird ihre Form, so dass letztere zwischen einer einfachen Einbiegung der seitlichen Nasenwand und einer complicirt aufgerollten Lamelle schwankt. Von der Stufe, welche die Muschel der Saurier zeigt, bis zu den reich differenzirten Muschel-Gebilden der Vögel und Säuger ist noch ein weiter, aber nirgends unterbrochener Weg und es sei jetzt schon bemerkt, dass die einzige Muschel der Saurier der mittleren Muschel der Vögel und der unteren der Säuger entspricht (Gegenbaur).

Was die **Chelonier** anbelangt, so ist die Binnenwand der Nasenhöhle der Emydeen nur schwach sculpturirt und ein vom Septalknorpel gegen das Cavum nasale auswachsender, sternartiger Vorsprung ist im Sinne einer Muschel zu deuten. An der lateralen Wand finden sich bei Emys nur Schleimhauterhebungen, also keine wahren Muscheln. Bei Cinosternum rubrum hingegen liegt auch hier

ein knorpeliger Vorsprung. Ausserdem aber erhebt sich vom Boden jeder Nasenhöhle eine senkrecht aufsteigende, dicht neben dem Septum gelagerte Schleimhautduplicatur, welche ebenfalls zur Vergrösserung der Riechfläche beiträgt.

Am complicirtesten ist der Bau der Nasenhöhlen bei Seeschildkröten und es kommen bei den verschiedenen Arten von Chelonia nicht unbedeutende Differenzen vor, wovon ich hier nach Hoffmann's Untersuchungen das Wichtigste hervorhebe. Eine quere, bindegewebige Scheidewand theilt den vorderen Theil der Nasenhöhle jederseits in zwei Gänge. Der untere, welcher von Flimmerepithel ausgekleidet ist, endigt vorne blind geschlossen, der obere, durch Plattenepithelien charakterisirt, ist der eigentliche Naseneingang. Nach kurzem Lauf stehen beide Gänge hinten mit einander in Communication, bald aber tritt wieder eine Trennung ein und nun verhalten sich beide Gänge bezüglich ihres Epithelcharakters geradezu umgekehrt. Noch weiter nach hinten zerfällt der obere Gang durch eine Scheidewand noch einmal in zwei Gänge, so dass jetzt also jederseits 3 Nasenräume existiren. Die beiden oberen, welche hinten blind geschlossen endigen, tragen Riechepithel und sind mit der eigentlichen Riechhöhle der Saurier zu parallelisiren; der untere, von Plattenepithelien ausgekleidete Gang ist nur Luftrohr und mündet in die Choane aus. Somit kann man zusammenfassend sagen: Die Nasenhöhle der Seeschildkröten wird jederseits in zwei übereinander liegende Gänge getheilt. Das trennende Septum ist aber gitterartig durchbrochen, also unvollständig, so dass beide Hohlräume durch mehrere Oeffnungen in Communication stehen.

Bei Chelys fimbriata verlängert sich die äussere Nasenöffnung in eine Art von Rüssel. Dieser ist von Knorpel gestützt und durch eine bindegewebige Scheidewand in zwei Canäle getheilt.

Ist das Riechorgan der Saurier und Ophidier nur spärlich mit Drüsen ausgestattet, so begegnen wir bei Cheloniern gerade dem Gegentheil. Auf dem Nasendache, theils unter der äusseren Haut, theils unter den Praefrontalien liegend, finden sich zwei kleinere oder zuweilen auch sehr grosse Drüsen (obere Nasendrüsen, C. K. Hoffmann), welche ihr Secret in den vorderen Bezirk der Nasenhöhle ergiessen. Ausserdem finden sich noch grosse Drüsenmassen am hinteren Umfang, z. B. bei Testudo, sowie am Boden der Nasenhöhle (Trionyx). Jene (Gaumendrüse und untere Nasendrüse: Hoffmann) münden in das Cavum oris aus, diese mit mehreren Ausführungsgängen in das Cavum nasale. Ausserdem finden sich noch allenthalben Bowman'sche Drüsen.

Bei Sphargis coriacea fehlen jene 3 grossen Drüsen vollkommen. An ihre Stelle treten durch Becherzellen dargestellte einzellige Drüsen (Hoffmann).

Eine vortreffliche Darstellung der Nasenhöhle der **Crocodilier** verdanken wir Gegenbaur und seine Beschreibung liegt der hier folgenden Darstellung zu Grunde.

Gleich hinter dem engen Nasenloch erweitert sich die Nasenhöhle etwas und geht dann nach hinten in eine sehr breite, aber ziemlich depresse Röhre über, die sich über die Hälfte der ganzen Nasenlängsaxe erstreckt. Der Boden wird vom Processus palatinus des

Maxillare gebildet und von oben her wölbt sich die knorpelige Nasenwand herein.

Nach hinten setzt sich dieser bis jetzt einfache Raum in zwei über einander liegende Räume fort und diese werden durch eine transversell gerichtete, bis zum Septum nasale sich erstreckende Scheidewand von einander getrennt. Der untere zur Choane führende Gang ist als Pars respiratoria, der obere als Pars olfactoria, d. h. als eigentliche Riechhöhle zu betrachten. Letztere ist nach hinten blind geschlossen und ihre laterale Knorpelwand springt in complicirten, an Muscheln erinnernden Reliefbildungen vor. So begegnen wir gleich im vordersten Abschnitt einer rein knorpeligen Protuberanz, die sich stellenweise in zwei Lamellen gabelt. Sie entspricht einer wahren Muschel und ist der Urodelen-, Saurier- und Ophidier-Muschel homolog. Lateralwärts von ihr liegt eine, noch viel weiter ins Cavum nasale hereinragende, langgestreckte Blase (Pseudoconcha), die jene Muschel sowohl nach hinten als nach vorne um ein gutes Stück überragt (Fig. 312). In die Kieferhöhle eingelagert, communicirt sie mit einem lateralwärts von ihr liegenden, in den Ethmoidalknorpel eingebetteten Canal und letzterer wiederum mündet in einen kleinen Sinus, der unterhalb der Muschel mit dem Cavum nasale in offener Communication steht.

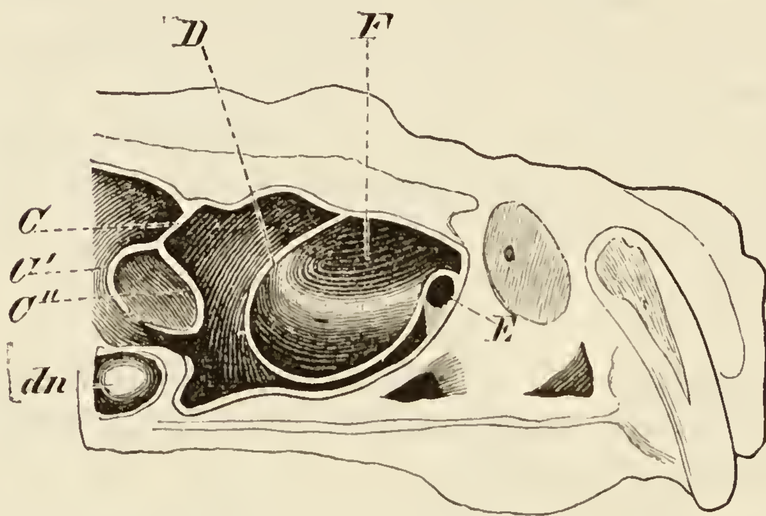


Fig. 312. Querschnitt durch die Nasenhöhle des Crocodils, nach Gegenbaur. *C* Concha nasalis, die sich in zwei Lamellen *C'*, *C''* gabelt, *F* falsche Nasenmuschel, *D* ihr Schnittrand, *E* Canal im Ethmoidalknorpel (vergl. den Text), *dn* der eigentliche Luftgang.

Diese Hohlräume haben mit der Geruchswahrnehmung nichts zu schaffen, sondern sind nur einfache Lufträume. Die Geruchsperception erfolgt einzig und allein im blindgeschlossenen Nasengrund und theilweise am Septum.

Wie bei Sauriern und Ophidiern, so findet sich auch bei Crocodiliern eine grosse, in das Cavum nasale einmündende Drüse, sie liegt hier aber nicht mehr ausserhalb des Oberkiefers, sondern in dessen Höhle eingeschlossen.

Vögel.

Wie den Sauriern, so kommt auch allen Vögeln eine tiefer liegende, von Pflaster-Epithel ausgekleidete Vorhöhle und eine eigentliche, höher gelagerte Riechhöhle zu. Im Ganzen existiren bei Vögeln 3 hintereinander liegende Protuberanzen, die man früher alle als Muscheln aufgefasst hat. Die vorderste und zugleich die einfachste liegt in der Vorhöhle und zeigt bezüglich ihrer Form und Grösse ausserordentlich viele Schwankungen, ja sie kann auch sehr rudimentär werden, ganz fehlen oder auch doppelt vorhanden sein (Gallus). Gegenbaur hat sie passend als Vorhofsmuschel bezeichnet.

Die mittlere und obere Muschel liegen in der eigentlichen Riechhöhle und erstere, welche meist aus Knorpel, seltener aus Knochen be-

steht, unterliegt bezüglich ihrer Form wieder vielen Schwankungen. Entweder stellt sie, wie bei Columba, nur einen mässigen Vorsprung der in das Cavum nasale eingebauchten, lateralen Nasenwand dar oder rollt sie sich mehr oder weniger (bis zu 3 Umgängen) auf. Unten und vorne von ihr mündet der verhältnissmässig dicke Thränencanal unter einer Schleimhautfalte aus. Häufig besitzt die mittlere Muschel eine Verbindung mit dem Septum nasale, ein Verhalten, das an die Chelonier erinnert, während bei Sauriern und Ophidiern die Muschel an ihrer hinteren Circumferenz stets frei abgegrenzt ist (Gegenbaur).

Die obere Muschel liegt in der hintersten, obersten, durch die Ausbreitung des Riechnerven wichtigen Partie der Nasenhöhle. Sie variirt stark nach Form und Grösse, ist inconstant, doch immerhin meistens vorhanden und zwar in Form einer mehr oder weniger blasenartigen Einbuchtung der lateralen, knorpeligen Nasenwand („Riechhügel"). Constant communicirt ihr Binnenraum mit einem im vorderen Orbitalraum gelegenen Luftsinus (Gegenbaur) (Fig. 313).

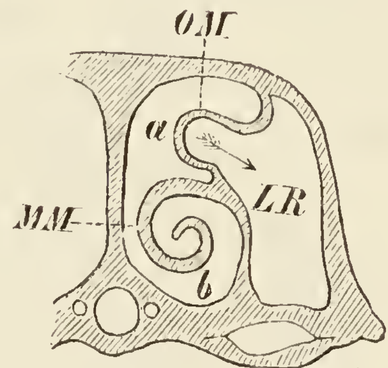


Fig. 313. Querschnitt durch die rechte Nasenhöhle des kleinen Würgers. *OM*, *MM* Obere und mittlere Muschel, *a* oberer-, *b* unterer Nasengang, *LR* Luftraum, der sich in die obere Muschel fortsetzt und diese vorbaucht.

Weder sie noch die Vorhofsmuschel sind ächte Muscheln im Gegenbaur'schen Sinn, d. h. keine von ihnen stellt eine freie, selbständige, durch Skeletsubstanz gestützte Einragung ins Cavum nasale, sondern nur eine Vorbauchung der ganzen Nasenwand dar.

Somit bleibt nur die mittlere Muschel als ächte Muschel bestehen und diese entspricht in allen Beziehungen (Lage zum Nasenskelet, zum Thränencanal etc.), wie oben schon erwähnt, der einzigen wahren Muschel der Saurier, Scinke, Ophidier und Crocodilier.

Auch den Vögeln kommt eine äussere Nasendrüse zu, sie liegt aber hier nicht im Bereich des Oberkiefers, sondern auf den Stirn- oder Nasenbeinen.

Säuger. Durch viel bedeutendere Entfaltung des Gesichtsschädels gewinnt hier das Cavum nasale an Tiefe und Höhe und dadurch ist der Ausbreitung des sogen. Siebbeinlabyrinths ein viel freierer Spielraum gegeben. Einerseits zwischen den beiden Augenhöhlen, andrerseits zwischen Basis cranii und dem Dache der Mundhöhle, dem Palatum durum, gelegen, erzeugt das Siebbein eine Menge zelliger, wabiger, von Schleimhaut ausgekleideter Räume („Labyrinth"), so dass gegen das Cavum nasale herein die mannigfachsten knorpelig-knöchernen Ausbuchtungen und Vorsprünge entstehen. Die Grundzahl dieser „Riechwülste", welche sich in besonders typischer Ausprägung bei Beutelthieren finden, ist fünf (Schwalbe). Sie sind in einer schiefen, von hinten und oben nach vorne und unten gehenden Richtung angeordnet und da der vorderste Wulst nie mehr von Riechepithel überzogen wird, so soll er mit dem Namen der vorderen Muschel bezeichnet werden.

Die vier übrigen typischen Ethmoidalwülste können nun als solche fortbestehen oder fliessen die zwei oberen und die zwei unteren zu je einer Muschel zusammen, die man dann, ihrer Lage nach, beim Men-

schen als obere und mittlere bezeichnet. Häufig bleiben aber auch hier die beiden obersten, primären Muscheln zeitlebens von einander getrennt, so dass man in diesem Fall nicht nur von einer Concha superior, sondern auch noch von einer Concha suprema sprechen kann. Auch die „mittlere Muschel“ kann ganz oder wenigstens spurweise in ihre zwei ursprüngliche Componenten getrennt bleiben.

Während die obere und mittlere Muschel des Menschen, beziehungsweise die vier primitiven oberen Riechwülste der Säugethiere als neue Erwerbungen zu betrachten sind, ist die untere (vordere) Muschel, unter welcher stets der Thränennasengang ausmündet, als ein altes Erbstück von den niederen Vertebraten her aufzufassen. Sie entspricht der einzigen ächten Muschel der Urodelen, Reptilien und Vögel und stellt bei Säugern (Mensch) einen selbständigen, am Eingang des Antrum maxillare s. Highmori liegenden Knochen (Os turbinatum) dar (Fig. 314, *J, J*).

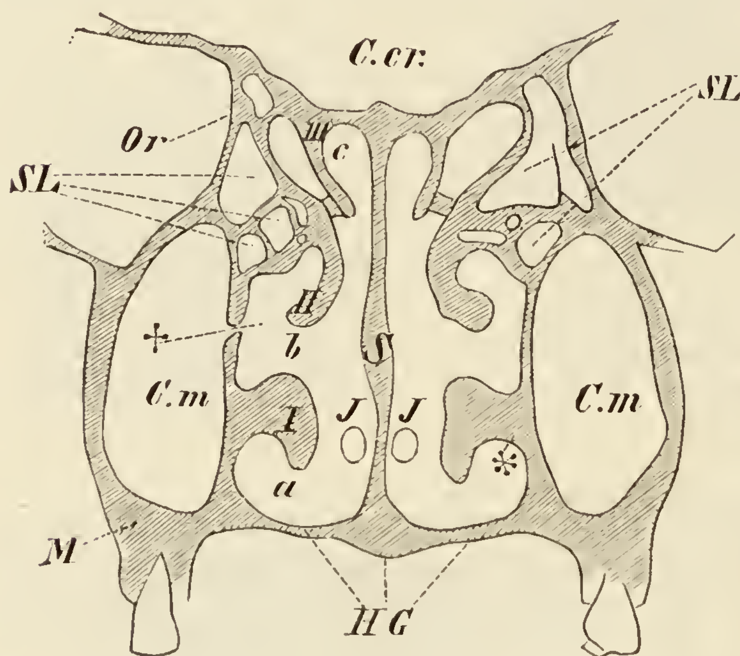


Fig. 314. Frontalschnitt durch die menschliche Nasenhöhle. *I*, *II*, *III* Untere, mittlere und obere Muschel, *a*, *b*, *c* unterer, mittlerer und oberer Nasengang, *S* Septum nasale, *J J* Lage des Jakobson'schen Organes, * Ausmündungsstelle des Thränennasenganges, † Eingang ins Cavum maxillare (*C.m*), *SL* Siebbein-Labyrinth, *HG* Harter Gaumen, *C.cr.* Cavum cranii, *M* Maxilla.

Beim Menschen und vielen Säugethieren zerfällt das Cavum nasale durch die drei Muscheln jederseits in drei übereinander liegende Gänge, wovon aber nur die zwei oberen (Fig. 314 *b*, *c*) die Luft mit den Riechstoffen zum Siebbeinlabyrinth, d. h. zur eigentlichen Pars olfactoria der Nase leiten, während der untere Gang nur die Pars respiratoria der Nase darstellt und direct nach hinten durch die Choanen in den Pharynx mündet (Figur 314 *a*).

Die Nasenhöhle der Säugethiere steht, wie oben schon erwähnt, abgesehen von der uns schon von den niederen Wirbelthieren her bekannten Communication mit der Maxillarhöhle, mit benachbarten Hohlräumen, so z. B. mit den Stirn-, Siebbein- und Keilbeinhöhlen in Verbindung (vergl. das Capitel über die Luftsäcke der Vögel).

Das am meisten in die Augen springende Merkmal der Säugethiernase besteht in dem Auftreten einer **äusseren Nase**, die wir uns aus der Vorhöhle der Reptilien- und Vogelnase herausgewachsen, also gewissermaassen als eine Verlängerung derselben zu denken haben. Abgesehen von den prominirenden Ossa nasalia, spielt unter den die äussere Nase stützenden Knorpeln der von der Lamina papyracea des Siebbeins entspringende, nach vorne weit ausspringende Scheidewandknorpel eine Hauptrolle, jedoch ausser den Differenzirungen des Ethmoidalknorpels — denn als solcher ist jener zu betrachten — existiren auch noch selbständige Stücke, die sich am Aufbau des äusseren Nasengerüstes betheiligen. Als solche figuriren z. B. die drei, in die Spitze und die sogenannten Nasenflügel des Menschen eingefügten kleinen Knorpella-

mellen, die übrigens sowohl nach Form, als nach Zahl und Grösse bedeutenden Schwankungen unterworfen sind.

Die aus functionellen Gründen den mannigfachsten Modificationen unterworfene äussere Nase steht unter der Herrschaft einer oft reich entfalteten Muskulatur, die namentlich bei tauchenden Säugern von Wichtigkeit wird, indem hier durch einen Sphincter und wohl auch durch einen besonderen Klappenapparat ein completer Abschluss der äusseren Nasenöffnung ermöglicht ist. Eine ganz excessive Entwicklung und Vermehrung der Muskulatur findet sich bei Rüsselbildungen (Tapir, Schwein, Maulwurf, Spitzmaus und Elephant, welch' letzterer mehr als 30,000 Muskeln in seinem Rüssel besitzen soll) und dadurch wird das Organ zu einem Tast- und Greifapparat.

Dass bei Walthieren, wo die Muscheln mehr oder weniger rudimentär sind, das Riechorgan zurückgebildet und zu einem Spritzorgan geworden ist, habe ich bei der Anatomie des Skeletes schon erwähnt und ich will nur kurz hinzufügen, dass der Spritzcanal, welcher sich nach aussen entweder einfach (Delphine) oder doppelt (Walfische) öffnet, durch einen Schliessmuskel von der Gaumenhöhle abgeschlossen werden kann [1]).

Was die Nasendrüsen der Säugethiere betrifft, so zerfallen sie in zwei grosse Abtheilungen: 1) in die kleinen, überall zerstreuten Bowman'schen Drüsen, an welchen man einen doppelten Epithelcharakter (seröse und mucöse Zellen) unterscheiden kann, und 2) in einen grösseren, in der Reihe der Säugethiere sehr verbreiteten Drüsenapparat, der schon im 17. Jahrhundert von N. Steno (Stenson) entdeckt, später aber wieder in Vergessenheit gerathen war. Neuerdings wurde er von C. Kangro unter dem Namen der Steno-schen Nasendrüse wieder beschrieben.

Es handelt sich um ein in früher Foetalzeit auftretendes und so auf eine lange Stammesgeschichte zurückweisendes Organ, welches vielleicht der oberen Nasendrüse der Amphibien oder der Nasendrüse der Reptilien homolog ist. Die Steno'sche Nasendrüse liegt seitwärts im Cavum nasale, so z. B. bei Carnivoren, Nagern etc. Bei solchen aber, und dahin gehört auch der Mensch, welche eine Highmorshöhle besitzen, zieht sie sich in letztere hinein und liegt dann im Bereich der medialen Wand dieser Höhle sowie in der Nähe der Oeffnung, wodurch jene mit der Nasenhöhle verbunden ist.

Der Ausführungsgang erstreckt sich längs der Aussenwand, der letzteren nach vorne und mündet vor der mittleren Muschel aus.

Jakobson'sche Organe.

Unter den Jakobson'schen Organen versteht man eine vom Cavum nasale schon in embryonaler Zeit sich gänzlich abschnürende, paarige **Nebennasenhöhle**, die vom Olfactorius und Trigeminus versorgt wird und durch eine besondere Oeffnung mit der Mundhöhle in Verbindung steht. Diese Bedingungen erfüllt vollkommen der oben schon erwähnte, von der Maxillarhöhle der Schleichenlurche umschlossene Nebennasenraum und dass dieser dem Maxillar-Raum sämmtlicher Wirbelthiere als homolog zu erachten ist, kann niemand be-

---

1) Bei den Zahnwalen verschmelzen beide Nasenlöcher zu einem und der N. olfactorius ist bei ihnen rudimentär geworden oder ganz geschwunden. Letzteres gilt auch für den Lobus olfactorius. Bei den Bartenwalen ist der Geruchsnerv stets weit besser entwickelt, wenn auch viel schwächer als bei den andern Säugethieren (M. Weber).

zweifeln. Bei keinem andern Vertebraten aber kommt es zu einer derartigen Abkammerung, sondern wir sehen im Gegentheil, je weiter wir in der Wirbelthierreihe emporsteigen, das Cavum maxillare sich immer mehr dem Riechorgan, nach der physiologischen Seite hin, entfremden, sein Riechepithel verlieren und schliesslich auf die Stufe eines einfachen Luftraumes herabsinken.

Unabhängig von dem Jakobson'schen Organe der Gymnophionen existiren nun bei Sauriern, Scinken und Schlangen gewisse Apparate, die ihrer ganzen Anlage und ihren Beziehungen zum Geruchsorgan nach dieselbe physiologische Function zu erfüllen im Stande sind. Sie stellen die eigentlichen Jakobson'schen Organe der früheren Autoren dar und liegen, wie ein Blick auf die Figur 310 *P* lehrt, zwischen dem Boden der Nasen- und dem Dach der Mundhöhle und stellen eine kleine paarige, von Riechepithel ausgekleidete Höhle dar, von deren Boden sich eine Papille erhebt und welche durch eine besondere Oeffnung vor der Choane in die Mundhöhle ausmündet[1]).

Bei Crocodiliern, Schildkröten und Vögeln sind keine Jakobson'schen Organe nachgewiesen, wohl aber existiren sie in weitester Verbreitung bei Säugethieren, und zwar vorzugsweise bei Nagern, Wiederkäuern und Einhufern. Bei Cetaceen, wo sie rudimentär sind, hat sie M. Weber nachgewiesen. Bei Säugern handelt es sich im Allgemeinen um zwei basalwärts vom Septum nasale liegende, von Knorpelkapseln (Huschke'sche Pflugscharknorpel) gestützte Röhren, welche hinten blind geschlossen sind, vorne dagegen durch die den Zwischenkiefer durchbohrenden Stenson'schen Gänge (Canales incisivi) in die Mundhöhle einmünden.

Nach Kölliker und Dursy sind jene Organe auch beim Menschen, sowohl in embryonaler, als in späterer Zeit vorhanden, doch stellen sie hier nur hohle Ausstülpungen der Septalschleimhaut dar und entbehren knorpeliger Stützen. Bei acht Wochen alten menschlichen Embryonen sind die zutretenden, in die epitheliale Auskleidung ausstrahlenden Olfactoriuselemente deutlich nachzuweisen, vom vierten Monate an gehen sie aber schon einer Rückbildung entgegen[2]).

Was die physiologische Aufgabe der Jakobson'schen Organe betrifft, so mag sie darin bestehen, die in die Mundhöhle eingebrachten Speisen unter direkte Controle des Riechnerven zu stellen. Man erinnert sich dabei unwillkürlich des Volksausdruckes: „es schmeckt etwas gut", anstatt es riecht gut.

Sehorgan.

Das Sehorgan aller Vertebraten liegt in paariger Anlage stets im Bereich des Kopfes, in der sogenannten Orbitalhöhle, und stellt im All-

1) Die oben angegebenen Lagebeziehungen des J. O. zur Nasenhöhle sind übrigens durchaus nicht bei allen Sauriern dieselben.
Beim Chamaeleon ist das J. O. rudimentär.

2) Ganz anderer Ansicht ist Gegenbaur. Nach ihm weicht das sogenannte Jakobson'sche Organ beim Menschen so stark in seinen Lagebeziehungen, sowie in anderen Dingen von der gleichnamigen Bildung bei Thieren ab, dass es nicht als solches aufgefasst werden kann. Es entspricht vielmehr dem Rudiment einer septalen Nasendrüse, wie eine solche (von acinösem Bau) z. B. bei Prosimiern (Stenops) in starker Ausbildung vorkommt. Ein Jakobson'sches Organ ist nach Gegenbaur beim Menschen bis jetzt noch nicht nachgewiesen.

gemeinen einen mehr oder weniger kugelförmigen Körper, den **Bulbus oculi** dar. Die Wand desselben besteht aus drei concentrisch gelagerten Schichten, welche, von aussen nach innen betrachtet, als **Sclerotica** oder **Sclera,** als **Chorioidea** und **Retina** bezeichnet werden. Der Binnenraum wird zum grössten Theil von der **Linse** (Lens crystallina) und dem **Glaskörper** (Corpus vitreum) erfüllt.

Was nun die äusserste Bulbushaut, die Sclera, betrifft, so besteht sie aus zahlreichen, dicht verfilzten Bindegewebsfibrillen und kann wohl auch verknorpeln oder gar verknöchern. Durch diesen ihren hohen Grad von Festigkeit dient sie nicht nur als Schutz-, sondern auch als Expansionsmittel des Augapfels, und kann geradezu als dessen Exo-Skelet bezeichnet werden.

Während sich nun die Sclera nach rückwärts direkt in die fibröse Scheide des in den Bulbus einstrahlenden N. opticus fortsetzt (Fig. 315, *OS*) und dadurch gewissermaassen mit der Dura mater cerebri in Verbindung steht, modificirt sie sich nach vorne, gegen die Gesichtsfläche zu, in die sogenannte **Hornhaut** oder **Cornea.** Diese ist hinten von den Zellen der Membrana Descemetii (Fig. 315, *MD*), vorne, an ihrer freien Oberfläche aber von einem mehrschichtigen Epithel, der sogenannten **Conjunctiva** oder Bindehaut überzogen und bewirkt so durch glasartige Aufhellung ihres Gewebes einen fensterartigen Abschluss des ganzen Augapfels (Fig 315, *Sc*, *Co*, *Cj*).

Dadurch vermögen die Lichtstrahlen ins Innere des Auges einzufallen und durchsetzen dabei zunächst einen Raum, der sich zwischen Linse und Cornea befindet und den man als vordere Augenkammer bezeichnet (Fig. 315, *VK*). Hierauf passiren sie das eigentliche **Sehloch,** die **Pupille** und diese stellt einen in der Thierreihe formell sehr wechselnden, in der Regel jedoch rundlichen Ausschnitt der **Regenbogenhaut** oder **Iris** dar (Fig. 315, *Ir*). An ihrer äusseren Peripherie geht die Regenbogenhaut, welche sich vorhangartig vor die Linse legt, in die Chorioidea, d. h. in die eigentliche Gefässhaut des Auges (*Lf*, *GS*) direkt über und beide sind, wie später gezeigt werden soll, genetisch überhaupt nicht von einander zu trennen.

In der Regenbogenhaut, welche hinten von Pigment überzogen ist, findet sich ein auf Lichtreize äusserst fein reagirender, aus einem Sphincter und einem Dilatator bestehender Muskelapparat[1]), der durch Ver-

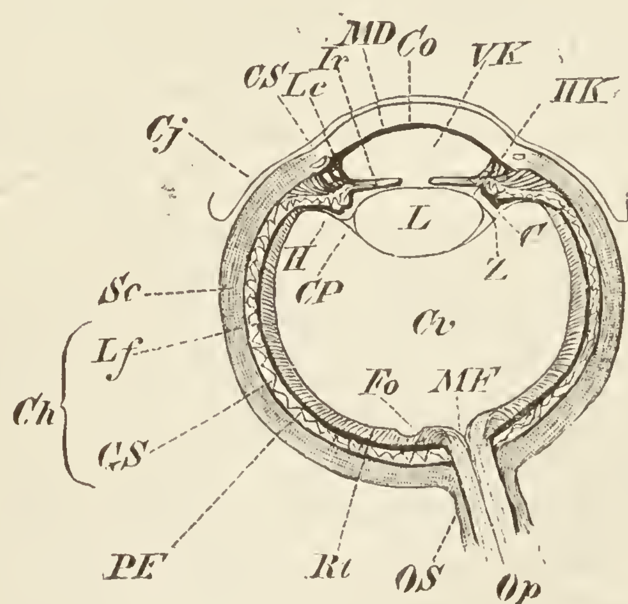


Fig. 315. Horizontalschnitt durch das linke Auge des Menschen, von oben gesehen, schematische Darstellung. *Op* N. opticus, *OS* Opticusscheide, *MF* Mariotte'scher (blinder) Fleck, *Fo* Fovea centralis (Macula lutea), *Rt* Retina, *PE* Pigmentepithel der letzteren, *Ch* Chorioidea mit ihrer Lamina fusca (*Lf*) und Gefässschicht (*GS*), *Sc* Sclera, *Co* Cornea, *Cj* Conjunctiva, *MD* Membrana Descemetii, *CS* Canalis Schlemmii (die punktirte Linie sollte durch die Sclera hindurch bis zu der kleinen, ovalen Oeffnung weiter geführt sein), *Ir* Iris, *Lc* Ligamentum ciliare, *C* Ciliarfortsatz, *VK*, *HK* Vordere und hintere Augenkammer, *L* Linse, *H* M. hyaloidea, *Z* Zonula Zinnii, *CP* Canalis Petiti, *Cv* Corpus vitreum.

1) Der ringförmige Sphincter wird vom N. oculomotorius, der radienartige Dilatator vom N. sympathicus versorgt.

engerung und Erweiterung der Pupille dafür sorgt, dass weder zu viel noch zu wenig Licht auf einmal auf die Netzhaut geworfen, d. h. dass die Lichtstärke der Bilder den Verhältnissen entsprechend regulirt wird (Blendungsapparat). Abgesehen von dieser Function steht die Iris noch in Beziehung zur Absonderung des Augenwassers, zur Accommodation des Auges und endlich, um mit ihrer Hauptaufgabe abzuschliessen, dient sie dazu, die Randstrahlen von der Linse abzuhalten.

Nachdem nun die Lichtstrahlen die Pupille passirt haben, durchsetzen sie die Linse, d. h. den wichtigsten dioptrischen und für das körperliche Sehen unentbehrlichen Apparat des Auges. Wie die Pupille, so unterliegt auch sie zahlreichen Formschwankungen, je nachdem sie mehr abgeplattet oder mehr abgerundet wird. Ersteres tritt ein beim Sehen in die Ferne, letzteres beim Sehen in die Nähe. Kurz es handelt sich um einen sehr feinen **Accommodationsapparat** und dieser steht unter der Herrschaft eines Muskels **(M. ciliaris** s. **tensor Chorioideae)** [1]), welcher in ringartiger Anordnung an der Uebergangsstelle der Sclera in die Cornea entspringt und sich an dem peripheren Rand der Iris inserirt. Weiterhin aber steht er auch in nahen Beziehungen zur sogenannten Linsenkapsel und es wird später noch über seine Wirkungsweise Näheres mitgetheilt werden.

Die innerste Haut des Bulbus, die Netzhaut oder Retina, ist die eigentliche lichtpercipirende, d. h. die Nervenschicht. Von dieser sei für jetzt nur so viel bemerkt, dass die eigentlichen Sinneszellen nicht etwa, wie man mit vollem Recht vermuthen könnte, dem Centrum des Bulbus, also dem einfallenden Licht zu-, sondern dass sie demselben abgewandt sind. Sie schauen nach aussen gegen die Chorioidea, werden aber von dieser durch eine tief schwarze Pigmentschicht, durch das **Pigment-Epithel**, getrennt. Auf Grund des letzteren kann man das Augen-Innere aller Wirbelthiere mit einer **Camera obscura** vergleichen.

Nach aussen vom Bulbus oculi liegen noch gewisse **Neben-** oder **Hilfsapparate**, die sich in drei Kategorieen bringen lassen:

1) in **Augenlider (Palpebrae)**,
2) in **Drüsenorgane**,
3) in **Muskeln** (Bewegungsapparat des Bulbus oculi).

Von höchstem Interesse sind jene Geschöpfe, die durch ihren Aufenthalt an dunklen Orten, wie z. B. in der Tiefe der Meere und Seeen oder in Höhlen ihre Sehorgane entweder theilweise oder gänzlich eingebüsst haben. Vertreter davon finden sich vorzugsweise unter den Arthropoden, unter den in den Körperhöhlen schmarotzenden Würmern. Von Vertebraten wären anzuführen der blinde Fisch (Amblyopsis spelaeus) aus der Kentuckyhöhle Nordamerikas, der im Karstgebirge hausende Olm (Proteus anguineus), die Gymnophionen, der Maulwurf etc. (vergl. pag. 369, 370). Ob dahin auch die zur Cetaceen-Gruppe gehörige Platanista gangetica zu rechnen ist, die bei einer Körperlänge von beinahe zwei Metern ein nur erbsengrosses, offenbar im Schwinden begriffenes Auge besitzt, ist um so schwieriger zu entscheiden, als die andern, unter gleichen Bedingungen im Ganges lebenden Cetaceen (Orcella fluminalis und brevirostris) eine solche Verkümmerung des Auges nicht aufweisen (M. Weber).

---

1) Er steht unter dem Einflusse des N. oculomotorius (radix motoria des Ganglion ciliare).

Nachdem wir uns so in allgemeinen Umrissen ein Bild vom Aufbau des Wirbelthierauges verschafft haben, ist es an der Zeit, auch einen Blick auf die Entwicklungsgeschichte desselben zu werfen.

Entwicklung des Wirbelthierauges.

Während wir das Gehör- und Riechorgan aller Wirbelthiere und ebenso das Sehorgan der Wirbellosen aus einer Gruppe von, in besonderer Weise modificirten, d. h. zu Neuro-Epithelien umgewandelten Ektodermzellen entstehen sehen, nimmt das Sehorgan der Wirbelthiere einen ganz anderen Entwicklungsgang, so dass wir für letzteres eine sehr lange Stammesgeschichte voraussetzen müssen.

Gleichwohl liegt in der Art der verschiedenen Entwicklung kein principieller Gegensatz, denn die gleich näher zu besprechende Ausstülpung der Hirnwand geschieht zu einer Zeit, wo die Gehirn- (Medullar-) Rinne noch offen ist, wo die dieselben auskleidenden Zellen also nur eine Oberflächenvergrösserung des Ektoderms darstellen.

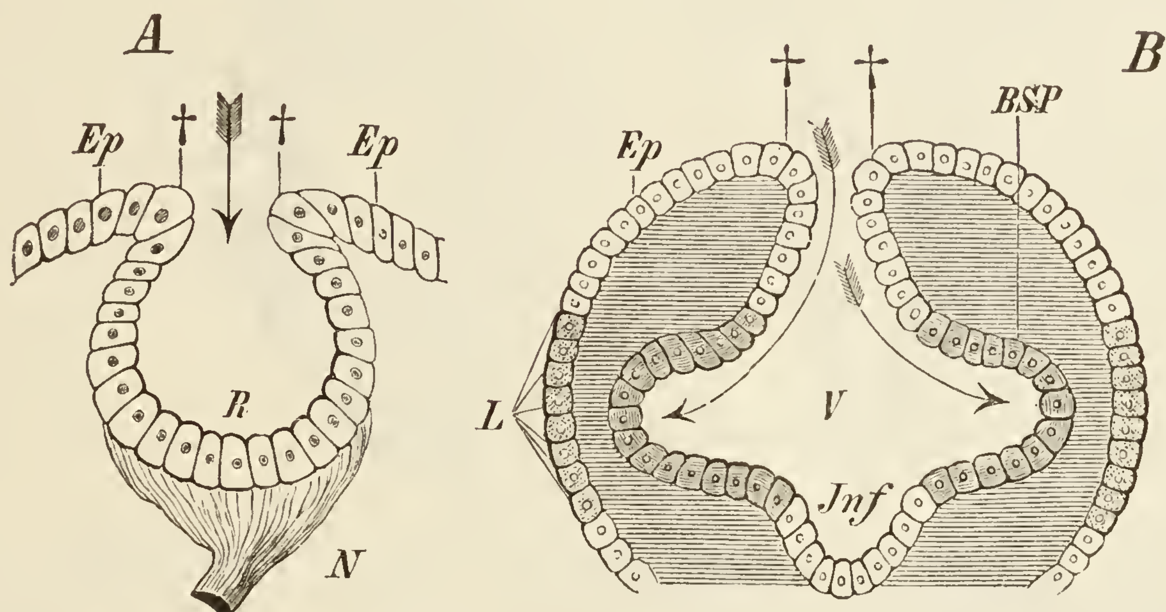


Fig 316. *A* Anlage des Auges der Wirbellosen. *B* Anlage des Sehorgans der Vertebraten Beide Abbildungen sind schematisch.

Ep, *Ep* Haut-Epithel, welches sich in der Figur *A* zur Retina *R* einstülpt, während es auf Figur *B* die innere Auskleidung der Medullar-Rinne, beziehungsweise die innere Begrenzung des III Hirnventrikels *V* darstellt. Auf beiden Figuren deuten die † † die Uebergangszonen des Epithelstratums an. Der Pfeil auf Fig. *A* soll die Richtung der einfallenden Lichtstrahlen bezeichnen und man kann sich vorstellen, wie sie auch in der Fig. *B* durch die noch offene Medullar-Rinne in der Richtung der geschwungenen Pfeile eindringen und von den dunkelschraffirten Zellen *BSP* der Ventrikelwand, d. h. von der primären Sehblase, woraus später die Retina wird, aufgefangen werden können. *L* Zellen der Epidermis, aus welchen später die Linse hervorgeht, *Inf* Infundibulum (z. Th. nach Carrière).

Wie sich also bei Wirbellosen, z. B. speciell bei Mollusken, das Sehorgan als grubige Einsenkung des ektodermalen Epithels bildet (Fig. 316, A *Ep*, *R*), so geschieht ganz dasselbe von der Epithelwand der Medullar-Rinne aus (Fig. 316, B, *Ep*, *BSP*). Erst wenn dann die primäre Augenblase an das Ektoderm heranrückt und die Linsenbildung (*L*) erfolgt, ändern sich die Verhältnisse und werden die lichtpercipirenden Theile der Retina dem Licht abgewandt (Carrière).

Am Aufbau des Wirbelthierauges betheiligen sich zwei Keimblätter, das äussere und das mittlere. Die allererste Anlage geschieht aber nur indirekt im äusseren, insofern sie vom nervösen Centralorgane, d. h. vom Gehirn und nicht von der freien Fläche des Ektoderms ausgeht.

Mit einem Wort: **Das Wirbelthierauge sammt dem primitiven Sehnerv repräsentirt in seiner ersten Anlage einen besonderen Hirntheil, ist gewissermaassen ein an die Peripherie gerückter Abschnitt des primären Vorderhirns** (Fig. 317 **A**).

Dies lässt sich nicht nur morphologisch, sondern auch chemisch begründen, insofern die Zusammensetzung der grauen Retinasubstanz identisch ist mit derjenigen des nervösen Centralorgans.

Die speciellen Entwicklungsvorgänge gestalten sich folgendermaassen:

Das primäre Vorderhirn treibt jederseits eine blasige Ausstülpung hervor, deren Hohlraum mit der Hirnhöhle in weitester Communication steht und eigentlich nur eine seitliche Bucht derselben darstellt.

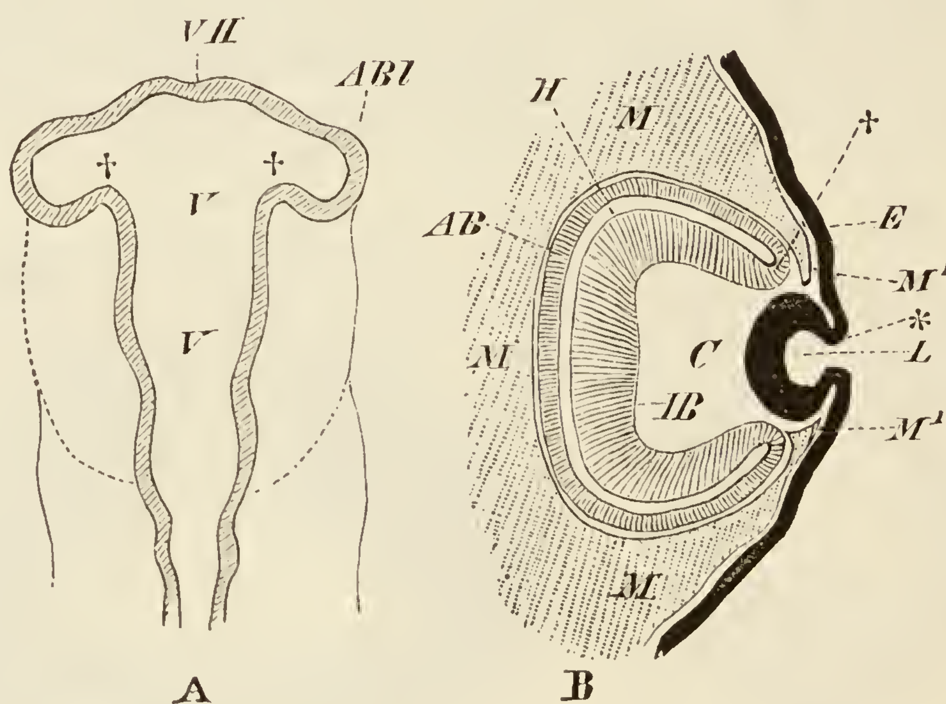


Fig. 317. *A* Anlage der primitiven Augenblasen (*ABl*), *VH* Vorderhirn, *V*, *V* Ventrikelraum des Gehirns, welcher bei †† mit der Höhle der primitiven Augenblase in weitester Communication steht.

B Halbschematische Darstellung der secundären Augenblase und der vom Ektoderm sich abschnürenden Linse. *IB* Inneres Blatt der secundären Augenblase, aus welchem die Retina entsteht, † Umschlagstelle desselben in das äussere Blatt (*AB*), aus welchem das Pigmentepithel hervorgeht, *H* Höhle der secundären Augenblase, *L* Linse, welche als becherartige Einsenkung vom Ektoderm (*E*) aus entsteht, * Umschlagsrand des Ektoderms, *M*, *M* Mesodermales Gewebe, welches bei M^1, M^1 zwischen Epidermis und der davon sich abschnürenden Linse hineinwuchert und sich zur hinteren Schicht der Cornea sowie zur Iris differenzirt. *C* Vom Glaskörper erfüllter Raum zwischen Linse und Retina.

Diese beiden Ausstülpungen (Fig. 317 **A**, *ABl*), welche die sogenannten **primitiven Augenblasen** darstellen, erhalten später, indem sie sich mehr und mehr vom Vorderhirn abschnüren, eine Art von Stiel und dieser ist nichts anderes, als die, später zu indifferenter Stützsubstanz sich umbildende Bahn, in welche erst secundär die Fasern des definitiven Nervus opticus, nachdem sie die Markscheiden verloren haben und so ganz durchsichtig geworden sind, hineinwachsen und sich mit der Retina verbinden (Kölliker, His).[1])

1) Nach C. K. Hoffmann bilden sich die Fasern des Opticus bei Teleostiern aus den Zellen des primären Opticus, d. h. des sog. Augenblasenstieles, die Nervenfaserschicht der Retina aus den peripheren Zellen der distalen Augenblasenwand, das Chiasma aus den peripheren Zellen des Thalamencephalon. Sobald die erste Bildung der Opticusfasern in der Retina begonnen hat, ist es, als ob die übrigen (peripheren) Zellen der distalen Augenblasenwand ebenfalls den Impuls zu einer höheren Differenzirung in Nervenfasern erhielten.

Die Kreuzung der Sehnervenfasern im Chiasma aller Säuger-Embryonen ist eine totale.

Später, wenn sich das secundäre Vorderhirn gebildet hat, gehen die primitiven Augenblasen vom Zwischenhirn aus, welches bekanntlich dem primitiven Vorderhirn entspricht. Zugleich dringen sie mehr und mehr vor gegen die äusseren Bedeckungen, welche bei Vögeln ursprünglich nur aus dem, vor der primitiven Augenblase wegziehenden Ektoderm bestehen. Bei Säugern dagegen finden sich darunter von Anfang an mesodermale Elemente.

Diese Stelle des Integumentes beginnt nun gegen die primitive Augenblase hin zu wuchern, d. h. die Linse zu bilden und stülpt jene von vorne her so ein, dass ein pokalartiger Körper mit doppelter Wandung entsteht, den man mit dem Namen der **secundären Augenblase** bezeichnet. Passender wäre, da es sich um kein geschlossenes, blasiges Gebilde handelt, der Ausdruck Augenbecher (Balfour)[1]) (Fig. 317, *L*).

Die anfangs durch einen weiten, später aber durch einen immer enger werdenden Spaltraum (Höhle der primitiven Augenblase) von einander getrennten Wandungen der secundären Augenblase verwachsen später mit einander und aus der inneren, an Stärke bald praevalirenden, entsteht die lichtpercipirende Schicht, die **Retina,** aus der äusseren eine peripher liegende epitheliale **Pigmentschicht** (Pigmentum nigrum, Pigmentepithel oder Retinalpigment). Zugleich verschwindet auch das Lumen im Augenblasenstiel.[2]) (Fig. 317 *AB*).

Während nun von vorne her die Linse hereinwuchert, findet gleichzeitig an der ventralen Circumferenz der primitiven Augenblase eine Einwucherung von mesodermalen, d. h. von Cutiselementen statt, welche zum Aufbau des **Glaskörpers,** sowie eines grossen Theiles der gleich näher zu schildernden Tunica vasculosa lentis (Kölliker) führen. Der Glaskörper und die Linse erfüllen allmählich die Höhle des definitiven Bulbus oculi (Fig. 317, 318).

Das Corpus vitreum stellt anfangs noch nicht jenen rundlichen Körper dar, wie wir ihn beim ausgebildeten Thiere kennen, sondern ist zuerst nichts anderes, als eine dünne, aus embryonalem Bindegewebe und zahlreichen Gefässen bestehende Schicht, welche die verhältnissmässig sehr grosse Linse umgibt und in welcher erst ganz allmählich die das fertige Corpus vitreum charakterisirende, gallertige Masse auftritt.

Die Linse entsteht als schüsselförmige Einsenkung des Hornblattes, schnürt sich dann zu einer vollkommenen, einen Hohlraum umschliessenden Blase ab (Fig. 317, B) und wird erst später zu einem compacten Organ. Die die primitive Linsenblase constituirenden Zellen wachsen von der hinteren Linsenwand gegen das Lumen resp. gegen die vordere Wand hin zu homogenen, je mit einem Kern versehenen Fasern aus. Diese verlaufen

---

1) Ob die Einstülpung der primitiven Augenblase in der That die mechanische Folge der andringenden Linse ist, scheint, wie Götte, Balfour und C. K. Hoffmann gezeigt haben, noch keineswegs sicher ausgemacht.

2) Entsprechend der soliden Anlage des Teleostiergehirns handelt es sich hier ursprünglich um keine Augenblasen, sondern um solide Auswüchse, welche ganz hoch oben von den Seitenflächen des Gehirns entspringen. Erst mit dem Hohlwerden des Gehirns beginnen sich auch jene Auswüchse sammt ihren immer mehr ventral rückenden Stielen, d. h. dem N. opticus, secundär zu höhlen (C. K. Hoffmann). Bei Lepidosteus und den Cyclostomen dürfte dies wohl auch so sein.

in concentrischer, zwiebelschalenartiger Anordnung und schlagen dabei zum grössten Theile eine meridionale, von Pol zu Pol ziehende Richtung ein. Dazu kommt aber noch ein besonderes, bei Sauriern und Vögeln deutlich entwickeltes System, welches aus radiär angeordneten Fasern, beziehungsweise (Fische, Amphibien, Säuger) Zellen besteht. Es überzieht in einfacher Schicht das vordere Segment der Linse und geht an ihrem aequatorialen Rande allmählich in die meridionalen Fasern über.

Wenden wir uns nun zur Entwicklung des ebenfalls concentrisch gebauten, von einer glashellen, structurlosen Haut (M. hyaloidea) umgebenen Glaskörpers und constatiren zunächst, dass derselbe in Verbindung mit zahlreichen Gefässen den Boden der primitiven Augenblase gegen die obere Wand derselben empordrängt. Dadurch wird die vorher becherförmige Augenblase in eine Hauben- oder Löffelform übergeführt und zwar setzt sich die Höhlung derselben rinnenartig auch noch auf den Augenstiel, d. h. den Sehnerven fort, welcher somit ebenfalls eine Einbauchung seiner ventralen Wandung erfährt (Manz) (Figur 318 **A**, *S*, *, †).

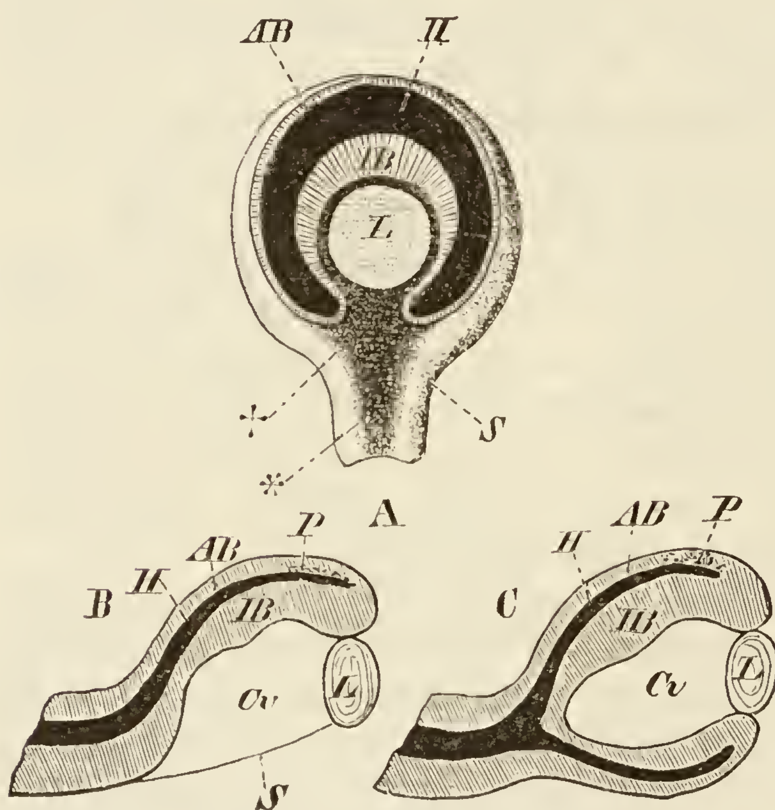


Fig. 318. Drei schematische Darstellungen der Entwicklung des Glaskörpers. *A* grösstentheils nach Manz, *B* und *C* nach Kölliker. *A* stellt einen Frontalschnitt, *B* einen senkrechten Medianschnitt, welcher durch die foetale Augenspalte geht, und *C* einen Sagittalschnitt dar, welchen man sich neben der foetalen Augenspalte durch die secundäre Augenblase hindurchgelegt denken muss.

L Linse, *IB*, *AB* Inneres und äusseres Blatt der secundären Augenblase, *H* spaltförmiger Hohlraum zwischen diesen beiden, *S* in Figur *A* Augenstiel, *S* in Figur *B* bezeichnet die Stelle, wo der Glaskörper (*Cv*) durch die Augenspalte (Fig. *A* bei †) mit dem eindringenden, mesodermalen Gewebe zusammenhängt. In Fig. *A* sieht man, wie die Augenspalte sich nach rückwärts auf den Opticus fortsetzt. *P* Beginnende Pigmentablagerung im äusseren Blatt der secundären Augenblase.

Die daraus resultirende Spalte nennt man die **foetale Augenspalte** und mittelst dieser steht der einwuchernde Glaskörper mit seinem Mutterboden, d. h. der Cutis eine Zeit lang in Verbindung, wird aber von ihm abgeschnürt, sobald die Spalte durch Verwachsung ihrer beiden Ränder sich schliesst.

Von der foetalen Augenspalte, die uns bei gewissen Bildungen des Fisch-, Reptilien- und Vogelauges wieder beschäftigen wird, trifft man nach ihrem Verschluss noch längere Zeit Spuren an. So existirt z. B. auf der unteren inneren Seite der Chorioidea ein heller, vom Pupillar-Rand bis zum Opticus-Eintritt reichender Streifen, der auf einem localen Defect der Pigmentschicht der secundären Augenblase beruht.

In embryonaler Zeit ist die Linse der Säugethiere und des Menschen ringsum von einer, sie ernährenden, gefässreichen Haut, der **Tunica vasculosa lentis** (Kölliker) umhüllt. Sie entsteht theils aus den,

wie wir gesehen haben, ab origine hinter der Linsenanlage (bei Säugern) vorhandenen, mesodermalen Elementen, theils aus dem in die foetale Augenspalte einwuchernden, embryonalen Bindegewebe. Die zugleich mit eindringenden Gefässe (Vasa centralia N. optici) geben die sogenannte Arteria hyaloidea ab, welche den Glaskörper durchsetzt, um sich an der hinteren Circumferenz der Linse in reichliche, für die Tunica vasculosa lentis bestimmte Aeste aufzulösen. Dieselben stehen in Anastomose mit den an der Peripherie des Glaskörpers verlaufenden Vasa hyaloidea propria, aus welchen sich später die eigentlichen Retinalgefässe entwickeln, und ebenso mit den aus den Arteriae ciliares stammenden Gefässen der späteren Iris.

So entwickelt sich also die secundäre Augenblase unter den allergünstigsten Ernährungsverhältnissen, zwischen zwei Gefässschichten, wovon die eine nach innen zu liegt und den Glaskörper umgibt, während die andere eine periphere Lage hat und die Blutbahnen der Chorioidea in sich vereinigt.

Anfangs, so lange noch keine vordere Augenkammer vorhanden ist, stösst die die Linse umhüllende Tunica vasculosa direct an die Cornea und würde hier als sogenannte **Membrana pupillaris** das Sehloch vorhangartig abschliessen, falls überhaupt ein solches zu dieser Zeit schon vorhanden wäre.

Die definitive, structurlose Linsenkapsel ist ein Abscheidungsproduct der Linsenzellen (Kessler).

Die vom Endothel ausgekleidete, vordere Augenkammer entsteht erst sehr spät durch Dehiscenz, ganz nach Art eines serösen Spaltraumes.

Aus dem die secundäre Augenblase rings umgebenden, mesodermalen Gewebe des Schädels resp. der Orbita bildet sich eine faserige Haut, die sich später in zwei Schichten, nämlich in die **Aderhaut** (Chorioidea) und die **harte Haut** (Sclera) differenzirt. Ehe jene Sonderung noch vollendet ist, wächst die Chorioidea nach vorne zur **Iris** aus, während die Sclera mit ihrem Vorderrand zwischen Epidermis und die dadurch von letzterer sich abschnürende Linse einwächst und so unter Aufhellung ihres Gewebes die hintere, mesodermale Schicht der **Cornea** darstellt.

Die vordere Schicht der Cornea, welche sich von ihrer freien Fläche mit der sogenannten Bindehaut des Auges **(Conjunctiva)** verbindet, entstammt dem Ektoderm und stellt, wie früher schon erwähnt, ein vielfach geschichtetes Epithel dar.

Die Iris repräsentirt anfangs einen, sowohl mit der Tunica vasculosa lentis als mit der Chorioidea zusammenhängenden Ringwulst, an welchem man noch keinen freien Rand unterscheiden kann. Beide Blätter der secundären Augenblase setzen sich an ihrem vorderen Umschlagrande auf die hintere Fläche der Iris fort und bilden dort eine doppelte Epithellage, die man mit dem Namen Irispigment (Uvea) bezeichnet. Unmittelbar hinter der Iris entsteht durch Wucherung der Tunica vasculosa lentis und des äusseren Blattes der secundären Augenblase ein radiär angeordnetes, ebenfalls mit reichlichem Pigment versehenes Faltensystem, welches hinter der Iris um die Linse herumgreift und welches man als Corpus ciliare bezeichnet.

Von der Entwicklungsgeschichte, sowie von der anatomischen Structur der Retina, des Opticus sowie der Hilfsapparate des Auges wird

später die Rede sein und wir wenden uns jetzt zur Betrachtung des Sehorgans der einzelnen Thiergruppen.

a) Fische.

Ob der dem Vorderende des Centralnervensystems von Amphioxus aufsitzende, namentlich im Embryonalstadium stark entwickelte Pigmentfleck im Sinne eines Sehorgans zu deuten ist, erscheint noch nicht sicher ausgemacht[1]) und ich wende mich deshalb gleich zu den Cyclostomen.

CYCLOSTOMEN.

Das Auge der Cyclostomen, dessen Kenntniss wir in erster Linie W. Müller verdanken, liegt am Hinterende der Riechkapsel und steht nicht nur auf einer ausserordentlich niederen Entwicklungsstufe, wie sie uns im Sehorgan der übrigen Vertebraten nur vorübergehend begegnet, sondern es existiren sogar in manchen Beziehungen Anklänge an das Sehorgan der Wirbellosen.

Das äussere Blatt der secundären Augenblase, welche dem Pigment-Epithel entspricht, besteht nur aus einer einzigen Schicht von Zellen, ist also ungleich dünner als das innere Blatt, welches die eigentliche Retina repräsentirt. Auch bezüglich der histologischen Structur der Netzhaut lässt sich ein niederer, embryonaler Charakter nicht verkennen, übrigens handelt es sich möglicher- oder sogar wahrscheinlicherweise um rückgebildete Verhältnisse. Auf ihrer äusseren Circumferenz wird die Retina durch eine papillenförmige Gefässschlinge, welche aus der A. ophthalmica stammt, eingestülpt und dies ist nicht anders zu deuten, als das erste Auftreten eines Glaskörpers. Letzterer ist also phyletisch älter als die Linse, von welcher sich bei **Myxine** noch keine Spur findet, das Auge liegt vielmehr durch eine Muskellage von der äusseren Haut getrennt, so dass selbstverständlich auch von keiner Cornea die Rede sein kann. Iris und eine wohl differenzirte Sclera werden ebenfalls vermisst, doch ist der elliptische Bulbus ringsum von starrem, fibrösem Gewebe umhüllt und in diesem findet sich eine capilläre Gefässausbreitung.

Bei **Ammocoetes** liegt das kleine, in seiner ersten Anlage, wie bei Wirbellosen, durch einen einfachen Pigmentfleck repräsentirte Auge ebenfalls tief unter der Haut, durch eine dicke Schicht von Unterhautzellgewebe von letzterer getrennt. Somit handelt es sich auch hier um keine eigentliche Cornea, sondern um ein mehrschichtiges Gewebe, das nach aussen mit der Haut, nach innen mit der Membrana Descemetii abschliesst. Mit jenem subcutanen Bindegewebe hängt das die Orbitalwand bildende, von reichlichen Pigmentzellen durchsetzte Bindegewebe direkt zusammen.

Die mit dem Retinalpigment ein einheitliches Ganze ausmachende Chorioidea ist sehr dünn und theilweise noch unpigmentirt. Nach vorne spaltet sie sich in zwei Schichten, wovon die eine einen dicken, glänzenden, homogenen Körper darstellt (Fig. 319 *MD*), der nach rückwärts die Linse theils direkt berührt, theils durch die sich einschiebende Iris (*I*) von ihr getrennt wird. Es ist dies die starke Membrana

1) Es hat diese Auffassung durch die allmälig immer klarer werdende Urgeschichte der Zirbel (vergl. das Reptilien-Gehirn) neuerdings, wie ich glaube, sehr an Wahrscheinlichkeit gewonnen.

D e s c e m e t i i (Langerhans), oder, wie man vielleicht richtiger sagen würde, das hier ausserordentlich entwickelte, compacte L i g a m e n t u m p e c t i n a t u m der K n o c h e n f i s c h e, welches die vordere Augenhöhle vollkommen ausfüllt (Leuckart).

Das zweite Spaltproduct der Chorioidea entspricht der I r i s, welche übrigens nach der Beobachtung von L a n g e r h a n s zum grösseren Theil von dem vordersten, verdünnten Abschnitte der R e t i n a gebildet wird, welch' letzterer hier in ein einschichtiges Cylinder-Epithel umgewandelt ist, während der von der Chorioidea gelieferte Antheil nur ein jener aufliegendes, dünnes, bindegewebiges Blatt darstellt.

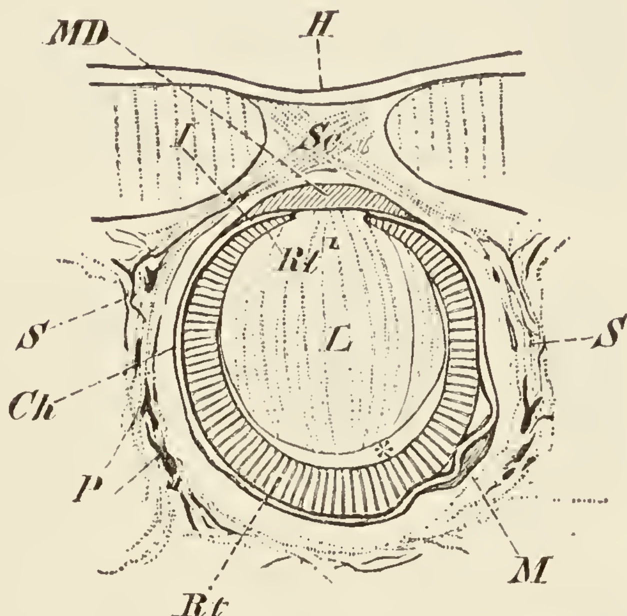


Fig. 319. A u g e v o n A m m o c o e t e s, Horizontalabschnitt. Nach L a n g e r h a n s. *L* Linse, *Rt* Retina, welche sich vorne bei *Rt*¹ am Aufbau der Iris (*I*) betheiligt. *Ch* Rudimentäre Chorioidea, *M* Augenmuskel, *S*, *S* die Sclera ersetzendes Bindegewebe mit eingestreuten Pigmentzellen (*P*), *Sc* Subcutanes Bindegewebe, *MD* Membrana Descemetii, *H* äussere Haut, * Glaskörper.

Die k u g e l i g e L i n s e (Fig. 319, *L*) füllt den intrabulbären Raum fast vollständig aus und für das C o r p u s v i t r e u m bleibt nur sehr wenig Platz, ein Verhalten, das uns nur vorübergehend in der Entwicklung des Sehorgans der übrigen Wirbelthiere begegnet (Fig. 319, *).

Eine S c l e r a fehlt durchaus und so inseriren sich die Augenmuskeln, ganz wie bei P e t r o m y z o n, an dem auf der Peripherie der Chorioidea liegenden Bindegewebe. In dem Mangel einer S c l e r a und C o r n e a stimmt **Petromyzon Planeri** mit dem Q u e r d e r überein und dies gilt auch für die in die Iris und die Descemet'sche Haut, beziehungsweise in das Ligamentum pectinatum sich spaltende Chorioidea, doch sind beide bei den verschiedenen Thieren sehr verschieden entwickelt. Ciliarfortsätze fehlen, dagegen ist ein, wenn auch rudimentärer C i l i a r m u s k e l vorhanden.

Von einer regelmässigen Schichtung der C h o r i o i d e a ist weder bei A m m o c o e t e s noch bei P e t r o m y o n die Rede, wenn auch da und dort Spalträume in ihrem Gewebe existiren. Die sogenannte Cornea steht in so innigem, unmittelbarem Connex mit der übrigen Haut, dass man den Bulbus sammt der Membrana Descemetii isoliren kann, ohne jene Verbindung zu verletzen. Diese vor dem Auge liegende Haut verdünnt sich bei P e t r o m y z o n beträchtlich; d a s v o r h e r b l i n d e T h i e r w i r d j e t z t s e h e n d und zugleich nimmt das Auge im Allgemeinen an Umfang zu.

SELACHIER, GANOIDEN, TELEOSTIER.

Die Augen aller dieser Fische sind, abgesehen von denjenigen der R o c h e n, W e l s e und A a l e, sämmtlich von beträchtlicher Grösse, am ansehnlichsten aber sind sie bei S e l a c h i e r n entwickelt. In der Regel liegen sie seitlich am Kopfe, seltener, wie bei U r a n o s c o p u s, nach oben gerückt oder auf einer und derselben Seite des Kopfes

(Pleuronectes)[1]. Stets besitzen sie nur einen geringen Grad von Beweglichkeit.

Der Bulbus ist fast immer von einem fettigen, gallertigen, von bindegewebigen und elastischen Fasern durchzogenen Gewebe umgeben und bei Selachiern steht er mittelst einer, von der Sclera, dicht neben der Eintrittsstelle des Sehnerven entspringenden, knopfartigen Protuberanz mit dem Hintergrund der Orbita in einer eigenthümlichen Gelenkverbindung. Diese Protuberanz ist mit dem freien Ende eines von der Schädelwand entspringenden, schlanken Knorpels durch fibröses Gewebe locker verbunden. An Stelle dieses Apparates figurirt bei einigen Ganoiden und den meisten Teleostiern ein von der Orbitalwand zur Sclera sich erstreckendes fibröses oder auch knorpeliges Haltband, welches den Opticus bis zur Sclera hin begleitet (Leuckart).

Da die im Verhältniss zum ganzen Bulbus stets sehr umfangreiche Cornea bei Fischen so gut wie bei allen übrigen Wasserthieren fensterartig flach und dünn ist, so hat der Bulbus (Fig. 320) etwa eine hemisphärische oder ellipsoide Gestalt; sein stark gewölbter Theil liegt innerhalb der Orbita.

Bei Selachiern ist nur der sclerale Rand der Cornea vascularisirt, bei Teleostiern gehen die Gefässe weiter gegen das Centrum (Leydig). Die von den Ciliar-Arterien stammenden Zweige bilden auf der hinteren Corneafläche einen Ring-Plexus und von hier aus laufen Fäden zum Centrum der Hornhaut. Der Vertikaldurchmesser der letzteren ist in der Regel (am meisten bei Rochen) kürzer als der horizontale und auf ihrer Innenfläche findet sich bei Fischen so gut wie bei sämmtlichen übrigen Wirbelthieren die Membrana Descemetii[2]).

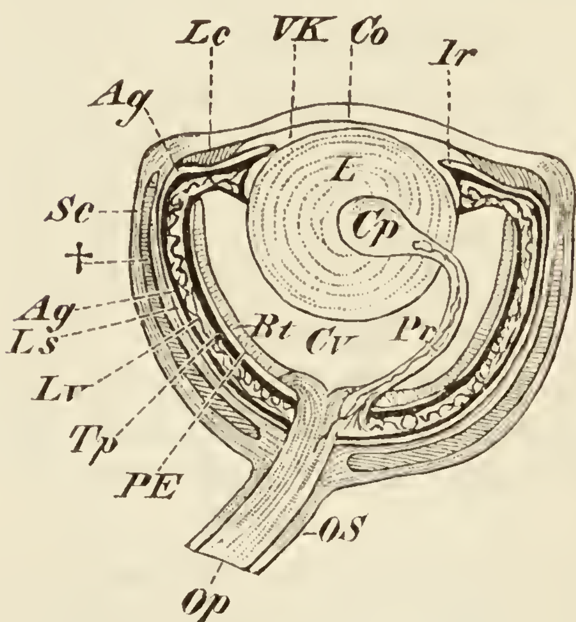


Fig. 320. Typus des Fischauges. *Op* Opticus, *OS* Opticusscheide, *Rt* Retina, *PE* Pigmentepithel, *Tp* Tapetum, *Lv* Lamina vasculosa, *Ag* Argentea, *Ls* Lamina suprachorioidea, *Sc* Sclera mit Knorpel- beziehungsweise Knocheneinlage (†), *Co* Cornea, *Ir* Iris, *Lc* Ligamentum ciliare, *VK* Vordere Kammer, *L* Linse, *Cv* Corpus vitreum, *Pr* Processus falciformis, *Cp* Campanula Halleri.

---

1) Bei jungen Pleuronectes liegen die Augen noch ganz symmetrisch zu beiden Seiten des Kopfes. Das eine wandert, wie A. Agassiz gezeigt hat, nicht, wie man früher (Steenstrup) annahm, von der rechten Seite durch den Schädel durch auf die linke, sondern mittelst einer Rotationsbewegung um die Längsaxe des Kopfes und zwar unter gleichzeitiger Vorwärtsverschiebung gegen die Nase hin. Dabei kommt das betreffende Auge in eine Vorwärtsverlängerung der Rückenflosse oder genauer, zwischen letztere und das Os frontale zu liegen. Letzteres wird dadurch in seiner Form modificirt und die frühere rechte Orbita geht einem allmäligen Schwund entgegen. Es liegt auf der Hand, dass bei diesem Process der Sehnerv der rechten Seite, sowie die Augenmuskeln bedeutend in die Länge gezogen werden müssen, und dies findet statt unter Entwicklung eines sehr regen Gefässlebens an dieser Stelle.

2) Die Krümmung der Cornea ist am Rande zumeist eine stärkere als in ihrem Centrum; so namentlich bei Rochen und Haien.

3) Sehr auffallend ist der Umstand, dass bei der Fischgattung Anableps die Cornea durch einen horizontalen, dunkleren Streifen der Conjunctiva in zwei Abtheilungen, eine obere und untere, geschieden wird. Die Cornea selbst, sowie die Iris und die Linse sind in ihren anatomischen Verhältnissen gleichfalls modificirt (Meckel, Valenciennes, Stannius).

Die Sclera ist bei Selachiern und manchen Ganoiden (Sturionen) ihrer grösseren Ausdehnung nach knorpelig (Fig. 320, †) und dieser Knorpel, welcher bei Acipenser eine sehr ansehnliche Dicke erreicht, besitzt hinten nur eine Oeffnung für den Eintritt des Sehnerven.

Nach vorne, gegen die Cornea zu, tritt in ihm eine Verknöcherung auf und ein derartiger, meist aus zwei halbmondförmigen Platten bestehender, scleraler Knochenüberzug characterisirt auch die meisten Teleostier, deren Sclera überdies reich mit Faser- und Hyalin-Knorpel ausgestattet ist. Der Scleralknorpel kann pigmentirt und vascularisirt sein; in der Nähe des Opticus-Eintrittes ist er in der Regel durch ein bindegewebiges Fenster unterbrochen. Bei Selachiern, wo seine Innen- und Aussenseite von netzartig sich durchflechtenden Verkalkungszonen eingenommen wird, finden sich überdies an ihm noch Knochenschüppchen (Zähnchen), wie sie auch in der äusseren Haut vorkommen.

In diesen soliden Stützelementen der Fisch-Sclera liegt ein Ersatzmittel für die mangelhaft gebildeten Orbitalwände und vielleicht auch eine Schutzvorrichtung gegen die Bewegungen des Kiefer-Gaumenapparates (Leuckart). Dass sie aber auch bei dem auf dem Fisch oft lastenden Druck einer ungeheuren Wassersäule für die Integrität des Augeninnern, wie vor Allem der Retina, schützend eintreten werden, ist sicher anzunehmen.

Auf die Sclera folgt nach einwärts ein von Fett und Pigmentzellen erfüllter, spaltenartiger, von Maschen durchzogener Lymphraum, den man mit dem Namen der Lamina fusca oder besser mit dem indifferenteren Ausdruck **Lamina suprachorioidea** bezeichnet. Mit letzterer Bezeichnung ist zugleich seine Lage zwischen Sclera und Chorioidea genau präcisirt (vergl. Fig. 320).

An die L. suprachorioidea schliesst sich nach innen zu bei Knochenfischen und Selachiern eine prächtig silber- oder grüngolden glänzende Haut, die sogenannte **Argentea.**[1]) Sie besteht aus einer Anhäufung zahlloser, irisirender Guaninkalk-Krystalle, ganz von derselben Art, wie sie auch in der äusseren Haut vorkommen, deren Glanz sie bedingen. Sie sind in Epithelzellen eingelagert und letztere sind auf massenhafte Bildung und Umwandlung von Endothelien zurückzuführen (Berger). Bei Selachiern beschränkt sich die Argentea auf die Iris.

Ganz besonders entwickelt ist die physiologisch noch keineswegs verständliche Argentea in der Iris der Knochenfische und da letztere nur von sehr spärlichen Pigmentzellen überdeckt ist, so verdankt sie ihre bekannte, metallisch glänzende Färbung eben der Anwesenheit der Argentea. Findet sich nun auch an der Aussenseite der Argentea nie eine besonders starke Pigmentlage, so ist eine solche an ihrer Innenseite um so reichlicher entwickelt und repräsentirt hier eine gleichmässig schwarze Schicht. Sie dringt in die inneren gefässhaltigen Lagen der Chorioidea hinein und überlagert auch die gleich zu besprechende Chorioidealdrüse.

Mit der Argentea nicht zu verwechseln ist eine andere, metallisch glänzende Haut, die zwar denselben histologischen Bau und dieselbe chemische Natur, aber eine wesentlich andere Lage im Auge besitzt; ich meine das **Tapetum lucidum** (cellulosum), welches nach innen[2])

---

1) Letzterer entspricht das bei höheren Vertebraten vorkommende Endothelhäutchen des suprachorioidealen Lymphraumes.

2) Nach Berger liegt es nach aussen von der Chorio-capillaris.

von der Chorioidea und speciell von der Chorio-capillaris gelegen ist und so den gewöhnlich tief schwarzen Augenhintergrund gleichsam in einen metallisch glänzenden, das Licht sammelnden und reflectirenden Hohlspiegel verwandelt (Leuckart) („Leuchtende Augen“).

Das Tapetum kommt nur den Haien zu, entsteht aber auch hier entwicklungsgeschichtlich sehr spät. Teleostier und Petromyzonten besitzen nichts derartiges.

Die eigentliche Chorioidea besteht aus einer Gefässschicht, deren Capillaren durch spärliches Bindegewebe suspendirt erhalten werden; die grösseren Gefässe, Arterien wie Venen, haben eine mehr oberflächliche, d. h. eine periphere Lage, die Capillaren dagegen, die man als Membrana chorio-capillaris bezeichnet, liegen nach innen davon und diese Regel gilt für die Chorioidea aller Wirbelthiere.

Bei Knochenfischen und bei Amia gestalten sich die Chorioidealgefässe im Hintergrunde des Auges zu einem mächtigen, bipolaren d. h. aus Arterien und Venen bestehenden Wundernetz, das polsterartig neben der Eintrittsstelle des N. opticus zwischen Argentea und Pigmentschicht eingeschoben ist und das man lange Zeit für einen Muskel oder eine Drüse (**„Glandula chorioidealis“**) gehalten hat.[1]) Der zuweilen in grosse Fettmassen eingehüllte, rothe Wulst ist bald ringförmig, bald nur hufeisenartig um den Sehnerv gelagert und besitzt eine sehr wechselnde Ausdehnung und Dicke, ja bei Fischen mit sehr kleinen Augen ist er überhaupt nicht nachweisbar. Das Blut stammt nicht direkt aus dem Circulus cephalicus, sondern gelangt zu dem Organ auf Umwegen über die im oberen Raume der Kiemenhöhle liegende, sogenannte Nebenkieme, die selbst wieder ein Wundernetz darstellt und von der Arteria ophthalmica magna gespeist wird [2]). Die physiologische Bedeutung dieser Einrichtung, welche man bei den Petromyzonten, Selachiern und allen Ganoiden mit Ausnahme von Amia gänzlich vermisst (H. Virchow), ist bis jetzt nichts weniger als klar. Viel besser steht es in dieser Beziehung mit einem andern Gebilde, das, wenn auch oft nur temporär, dem Fischauge zukommt, nämlich mit dem **Processus falciformis** und der **Campanula Halleri.**

Bei Erwähnung der foetalen Augenspalte machte ich darauf aufmerksam, dass durch dieselbe ausser dem Baumaterial für den Glaskörper auch die zu der Tunica vasculosa lentis in nahen Beziehungen stehenden Vasa hyaloidea mit in den intrabulbären Raum hineinwuchern. Diese den Glaskörper durchsetzenden Gefässe nun, welche bei Säugethieren nur eine transitorische Bedeutung haben, erhalten sich bei den meisten Fischen und, wie wir später sehen werden, auch bei Reptilien und Vögeln zeitlebens. Sie erstrecken sich nicht geradewegs mitten durch den Glaskörper hindurch, sondern liegen eingebettet in eine sichelartige, der sogenannten Chorioidealspalte aufsitzende Bindegewebsfalte (Processus falciformis), welche sich von der Eintrittsstelle des Sehnerven bis dicht an die Iris hinzieht. Hier erhebt sich die Falte zipfelförmig, biegt quer herüber zur Augenachse und befestigt sich mittelst einer grösseren oder kleineren, knopf-

---

1) Bei einigen Cyprinoiden existirt noch eine zweite Chorioidealdrüse, welche aber nicht von der Arteria ophthalmica magna, sondern von der Arteria ophthalmica minor resp. der Arteria hyaloidea gespeist wird. Die Verzweigung der Gefässe im Innern des Auges ist von anderem Charakter (H. Virchow).

Die Venen der „Chorioidealdrüse“ ergiessen sich in die Venae vorticosae.

2) Vergl. das Capitel über die Kiemen-Organe.

oder trompetenartigen, ja oft auch mittelst einer viereckigen Auftreibung (Campanula Halleri) an den Aequator der Linsenkapsel [1]).

Aus dieser Darstellung geht hervor, dass der, oft mit reichlichem Pigment überzogene Processus falciformis, ehe er den Glaskörper durchsetzt, zunächst das homogene Bindegewebe der Chorioidea zu einer Falte erheben und dann die Retina durchbrechen muss. Auch die Campanula kann stark pigmentirt sein.

In der bindegewebigen Hülle des Sichelfortsatzes findet sich ein Nerv, sowie ein einfaches, unverzweigtes arterielles und venöses Gefäss, dass ebenso wie auch der Nerv erst in der Campanula büschelförmig zerfällt.

So kann also der Processus falciformis gewissermaassen als Stiel der Campanula erscheinen, dazu bestimmt, letzterer Arterien und Nerven zuzuführen. Dieser bedarf die Campanula nothwendig, da dieses Organ nach Leydig's Entdeckung Muskelfasern enthält, die, von der bindegewebigen Scheide der Campanula entspringend, deren Binnenraum dicht erfüllen und sich unter beinahe rechtem Winkel an die Linsenkapsel inseriren (verl. Fig. 320). Daraus folgt, dass die Linse unter dem Einfluss eines Muskels steht, der dieselbe nach Form und Lage zu verändern, kurz, der im Sinne eines Accommodations-Apparates für die Ferne zu wirken im Stande ist. Schliesslich habe ich nur noch auf die Grössendifferenzen hinzuweisen, die oft zwischen den Organen beider Seiten existiren [2]).

Die **Iris** der Fische und in erster Linie diejenige der Teleostier bedeckt bei grosser Schmalheit nur einen kleinen Theil der Linse und stellt eine einfache Fortsetzung des vorderen Chorioidealrandes dar, von welchem sie sich in Folge des meist glatten (Plagiostomen und Ganoiden machen eine Ausnahme), wenig entwickelten Strahlenkörpers (Corpus ciliare) nicht scharf abgrenzt. Sie besitzt ausserordentlich weite Blutgefässe und dass die Argentea, sowie die Pigmentschicht der Chorioidea (Uvea) continuirlich auf sie übergeht, wurde oben schon erwähnt.

Die in der Fisch-Iris enthaltenen glatten Muskelelemente sind nie stark entwickelt, doch lässt sich ein Sphincter und Dilatator stets deutlich unterscheiden. Die Reaction der Iris auf Lichteindrücke scheint keine sehr lebhafte zu sein, doch müssen weitere experimentelle Studien die Sache sicher stellen.

Bei Rochen sowie auch bei gewissen Teleostiern (Pleuronectiden)

---

1) Hie und da kommt auch eine Campanula H. ohne Processus falciformis vor (Manz) und überhaupt sind die beiden Gebilde in ihrem Auftreten durchaus nicht aneinander gebunden (H. Virchow).

2) Im unteren, inneren Theil des Bulbus, in der Gegend der Ciliarfortsätze beginnend, und von hier noch eine Strecke nach rückwärts reichend, entsteht mit breiter Basis von der Chorioidea ein eigenthümlicher, bindegewebiger Fortsatz, der mit seiner Spitze in den Glaskörperraum hineinragt und mit den Zellen der Pars ciliaris retinae verwachsen ist. Er dient als Stützpfeiler für den Processus falciformis, dem er sich enge anlegt und wohl auch mit ihm verwächst. Er enthält zahlreiche, grosse Gefässe und vielleicht glatte Muskelfasern. Dadurch ist dem Muskel der Campanula Halleri die Möglichkeit eröffnet, durch Verkürzung seiner Fasern seinen Insertionspunkt an der hinteren Linsenkapsel der Gegend der Ciliarfortsätze zu nähern, d. h. wie Manz dies auch annimmt, die Linse abzuplatten. Berger hat diesen Fortsatz bei Haien, dem Thunfisch und bei Zeus faber aufgefunden.

ist der die obere Circumferenz der Pupille begrenzende Rand der Iris in einen vorhangartigen Fortsatz verlängert, der einfach blatt- oder auch fingerförmig in zahlreiche Zipfel gespalten sein kann. Während der Ruhe ist er in den oberen Theil der vorderen Augenkammer umgeschlagen, kann aber, wahrscheinlich unter dem Einfluss eines veränderten Füllungsgrades seiner starken Blutgefässe (Leuckart) gelegentlich daraus hervor- und über die Pupille hinuntertreten, so dass letztere entweder ganz oder theilweise von ihm verschlossen werden kann. Darauf beruht der Name dieses, als accessorisches Diaphragma dienenden Organs: Operculum pupillare. Als Retractoren desselben dienen kräftige, von Leuckart endeckte Muskelfasern, die sich namentlich in den fingerförmigen Fortsätzen vorfinden. Einer ähnlichen Einrichtung begegnen wir auch bei gewissen Säugern, so z. B. beim Pferd und den meisten Wiederkäuern.

Bei Teleostiern schiebt sich zwischen Cornea und einen Theil der Iris ein ringförmiges Fasersystem ein, das beide Organe gleichsam mit einander verklebt (Ligamentum annulare). Es besitzt, aus Bindegewebsfibrillen und bunten Pigmentzellen bestehend, bald eine festere, bald eine lockerere, maschenartige Structur und entspricht jener Bildung, die ich bei den Cyclostomen nach dem Vorgang von Langerhans als verdickte Descemeti'sche Haut bezeichnet habe. Dieses Organ, welches in seinem äusseren Theil ein von Endothelien ausgekleidetes Lymphsystem (Cavum Fontanae) enthält, unterliegt, je nach stärkerer oder schwächerer Entwicklung den allergrössten Schwankungen und in seiner einfachsten Form ist es nichts Anderes, als eine ringförmige Wucherung des chorioidealen Bindegewebes, wodurch der vordere Rand der Chorioidea resp. der Iris fest mit demjenigen der Sclera verbunden wird[1]).

Nach aussen von dem Ligt. annulare, die Aussenfläche des vorderen Theiles der Chorioidea bedeckend, findet sich, abgesehen von Petromyzon, überall ein **Ligt. ciliare**. Letzteres besteht aus straffen, eng aneinander liegenden Bindegewebsfasern ohne eine Spur von Muskeln. Somit fehlt den Fischen ein Tensor chorioideae im Sinne der höheren Wirbelthiere, und die Accommodation ihres Auges erfolgt, wie oben schon erwähnt, mittelst der Campanula Halleri resp. des Processus falciformis.

Wie bei allen wasserbewohnenden Thieren ist auch die Linse der Fische kugelförmig, d. h. ihr Brechungsvermögen ist grösser als bei den Landthieren, welchen im Allgemeinen eine mehr oder weniger abgeplattete Linse zukommt.

Die Strahlenbrechung muss aber auch noch dadurch bei Fischen eine grössere sein, weil hier der Abstand des Augenhintergrundes von der Linse ein sehr geringer ist. Das Volumen des Glaskörpers steht in umgekehrter Proportion zu jenem der Linse, wird also, wenn letztere gross und kugelig ist und in den intrabulbären Raum weit einspringt, entsprechend beschränkt werden müssen.

Da sich die flache, keines dioptrischen Einflusses fähige Cornea sowie die Linse beinahe berühren, so kann man bei Fischen eigentlich

1) Auf dem Querschnitt ist es dreieckig und bedeckt mit seiner hinteren Fläche die ganze, vordere Fläche der Iris. Es kommt, abgesehen von Petromyzon, allen Fischen zu, ist aber bei Selachiern am geringsten entwickelt. Bei Teleostiern, z. B. bei Chrysophrys, kann es die Iris an Dicke übertreffen; häufig ist es reich pigmentirt (Berger).

von keiner vorderen Augenkammer sprechen oder ist dieselbe doch nur auf einen sehr dünnen Spaltraum reducirt. Dem anderen Extrem werden wir bei Vögeln begegnen.

Was die Accommodation der Fischlinse anbelangt, so ist das dafür existirende Gesetz demjenigen der übrigen Vertebraten gerade entgegengesetzt, insofern hier die Accommodation in die Ferne mit einer activen Bewegung verbunden ist, während das ruhende Auge für die Nähe eingestellt ist.

Sämmtlichen Fischen kommt, wie allen höheren Vertebraten, eine eigentliche, gut entwickelte Zonula Zinnii (vorderer Rand der Membrana hyoloidea) zu. Sie lässt sich zuweilen sogar leicht vom Glaskörper und der Linse trennen und als eine zusammenhängende Membran darstellen (vergl. Fig. 315, *Z*).

Die im Embryonalstadium aller Vertebraten an der Glaskörper-Peripherie verlaufenden Vasa hyaloidea propria persistiren bei den Fischen und, wie wir gleich hinzufügen können, bei den ungeschwänzten Amphibien und den Ophidiern das ganze Leben.

Das Auge der Dipnoër bedarf erneuter Untersuchungen; es ist ausserordentlich klein, besitzt eine sehr dünne Sclera, eine Chorioidea und eine kugelige Linse, entbehrt der Iris und des Ciliarkörpers und besitzt einen aus vier geraden Muskeln bestehenden Bewegungsapparat (Stannius).

Ich bin in der Beschreibung des Fischauges absichtlich so ausführlich gewesen, um mich, da Vieles auch auf das Auge anderer Vertebraten seine Anwendung findet, fernerhin um so kürzer fassen zu können.

b) Amphibien.

Die Augen der Amphibien und Reptilien besitzen durchschnittlich die geringste Grösse unter allen Vertebraten.

Wie bei Fischen, so enthält auch bei manchen Amphibien, und zwar sowohl bei Anuren als bei Urodelen, die Sclera hyalinknorpelige, häufig pigmentirte Elemente eingesprengt. Verknöcherungen sind bis jetzt nicht beobachtet.

Die Wölbung der Hornhaut ist kaum beträchtlicher, als bei Fischen, jedoch nähert sich die Gesammtform des Bulbus mehr einer Kugel. Die Descemeti'sche Haut ist deutlich entwickelt und von der Cornea leicht abpräparirbar. Die Pupille besitzt nicht immer eine runde Form, sondern ist da und dort, wie z. B. bei Bombinator igneus, dreieckig, und dasselbe beobachtet man auch bei manchen Fischen, wie z. B. bei Coregonus.

Der Chorioidea fehlt eine Argentea, ein Tapetum, eine Chorioidealdrüse, ein Processus falciformis sammt einer Campanula Halleri; sie zeichnet sich also den Fischen gegenüber durch ein negatives Verhalten aus. Der Glaskörper besitzt übrigens Gefässe, die der Campanula der Fische homolog sind.

Die goldschimmernde Iris des Frosches beruht auf rundlichen Zellen mit blassgelblich gefärbten Pigmentkügelchen, also nicht auf der Existenz

von nadelförmigen Krystallen, wie wir solche in der Argentea der Fische constatiren konnten.

Nicht nur die Iris besitzt eine wohl ausgeprägte, glatte Muskulatur, sondern es ist auch zwischen Sclera und den Ciliarfortsätzen, also an der Stelle, wo wir bei Fischen ein bindegewebiges Ringband resp. das Ciliarband angetroffen haben, ein eigentlicher, wenn auch nur schwacher Muskel mit Sicherheit nachgewiesen.

Der Strahlenkörper ist bei Anuren, wenn auch schmal, so doch deutlich entwickelt. Er besteht aus einem Kranze von zahlreichen radiär gestellten Falten, welche auf die Hinterfläche der Iris übergehen und erst gegen den Pupillar-Rand zu verstreichen. Bei Urodelen zeigt sich das Corpus ciliare von dem Aussehen der Chorioidea nicht verschieden, es ist glatt wie dasjenige der Fische und kann nur dadurch von der Chorioidea als besondere Zone unterschieden werden, dass es — und dies gilt in gleicher Weise für alle Wirbelthiere — des Retina-Ueberzuges entbehrt.

Was ich bei Fischen über das Verhältniss des Glaskörpers zur Linse sowie über die Form etc. der letzteren bemerkt habe, gilt fast wörtlich auch für die Amphibien. Ueberhaupt können wir sagen, dass das Amphibienauge, abgesehen von gewissen negativen Charakteren, nach dem Typus des **Fischauges** gebaut ist und dass es letzterem gegenüber in seiner Entwicklung keinen wesentlichen Fortschritt documentirt.

Das Auge der Gymnophionen ist entweder von so dicker Haut überzogen, dass es äusserlich gar nicht sichtbar ist, oder schimmert es als kleiner, schwarzer Pigmentfleck durch die Haut hindurch. Die Hautdrüsen fehlen stets an dieser Stelle. Obgleich der frei präparirte, winzige Bulbus (vergl. Fig. 308, 309) einen äusserst rudimentären Eindruck macht, so lassen sich doch alle wesentlichen Componenten nachweisen, doch stehen, wie Leydig gezeigt hat, die Cornea und Retina auf sehr niederer Entwicklungsstufe. Einwärts vom Auge liegt die früher schon beschriebene grosse Drüse.

Auch die Augen des Proteus liegen 1—2 Millim. unter der Haut, welche an der betreffenden Stelle sogar einige Drüschen und Tastkörperchen besitzt, und sind in Rückbildung begriffen. Krystalllinse und Glaskörper fehlen dem Proteus.

c) Reptilien.

Das Auge der Reptilien nimmt eine Mittelstellung ein zwischen demjenigen der Fische und Amphibien einer-, sowie demjenigen der Vögel andrerseits, doch ist die Verwandtschaft mit letzterem eine viel grössere.

Im Allgemeinen nähert sich der Bulbus der Kugelform, doch kommen auch Ausnahmen vor (Seeschildkröten).

Die Sclera ist, abgesehen von gewissen (allen?) Ophidiern, zum grossen Theile hyalinknorpelig und besitzt hie und da, wie z. B. bei Sauriern, Scinken (Chamaeleon, Ascalaboten, Monitor, Iguana, Anguis etc.) und Cheloniern einen Ring aus sehr verschieden gestalteten Knochenplättchen, und dieser kam auch vielen fossilen Amphibien und Reptilien, z. B. Ichthyosaurus, sowie

den Stegocephalen zu. Diese Verknöcherungen, welche in dem im vorderen Augenschnitt liegenden Bindegewebe entstehen, sind bei Crocodiliern nicht nachgewiesen.

Die Cornea beginnt sich, in Anpassung an das Luftleben, welches die meisten Reptilien führen, stärker zu wölben, und dies gilt namentlich für Crocodilier und Ophidier.

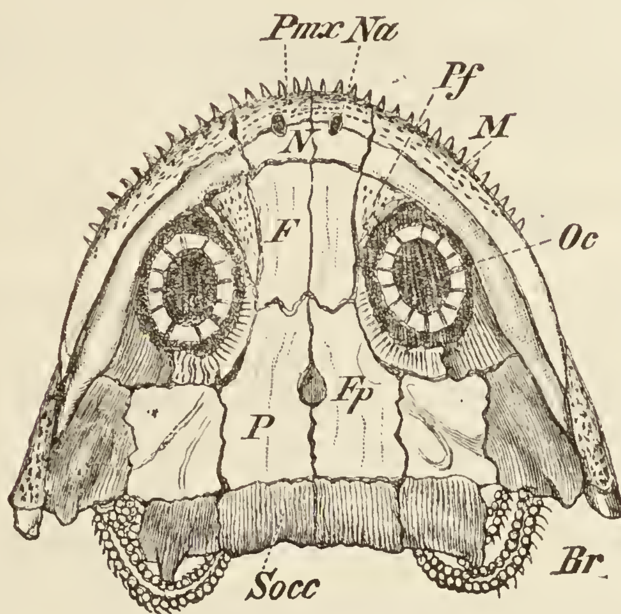


Fig. 321.

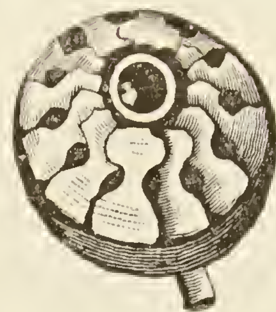


Fig. 322.

Fig. 321. Restaurirter Stegosaurierschädel aus der böhmischen Gaskohle, nach Fritsch. *Pmx* Praemaxilla, *M* Maxilla, *N* Nasale, *Na* Nasenloch, *F* Frontale, *Pf* Praefrontale, *P* Parietale, *Fp* Foramen parietale, *Socc* Supraoccipitale, *Br* Kiemenapparat, *Oc* knöcherner Scleralring.

Fig. 322. Scleral- Knochenring von Lacerta muralis.

Die Chorioidea kann (Lacertilier, Scinke z. B.) über der Chorio-capillaris ein Tapetum entwickeln und ebenso existirt bei diesen Reptilien sowie bei Iguana ein der Campanula Halleri der Fische homologes Gebilde, der sogenannte **Fächer** oder **Kamm (Pecten).** Dieser erreicht nie eine sehr bedeutende Entwicklung und stellt eine von der Eintrittsstelle des Opticus aus ins Innere des Auges vorspringende, keil- oder kolbenförmige, bindegewebige Falte dar, in deren Innerem sich vielfach verschlungene Capillaren finden und die mit einem schwarzen Pigmentmantel umgeben ist.

Hatteria sowie die Chelonier besitzen keinen Pecten, und auch bei Ophidiern und Crocodiliern ist er nur spurweise vorhanden [1]). Eine Chorioidealdrüse und eine Argentea fehlen bei Reptilien spurlos, dagegen ist der Strahlenkörper sowie ein Sphincter und Dilatator Iridis, welcher bei Reptilien aus quergestreiften Elementen besteht, immer deutlich vorhanden.

Der Musculus ciliaris, welcher ungleich stattlicher erscheint als bei Amphibien, ist, wie bei Vögeln, quergestreift. Die Muskelfasern entspringen ringförmig an der Uebergangsstelle der Sclera in die Cornea und strahlen nach rückwärts in die Chorioidea aus. Bei Schildkröten besteht er ausschliesslich aus Ringfasern (C. K. Hoffmann).

1) Wie Manz dargethan hat, erstreckt sich bei Trachysaurus und Lygosoma von der Papilla N. optici durch den Glaskörper hindurch bis zur hinteren Circumferenz der Linsenkapsel ein von einem bindegewebigen Stroma umgebener Gefässcomplexus, der insofern von grossem Interesse ist, als derselbe eine Mittelstellung zwischen dem Pecten eines gewöhnlichen Reptilienauges und dem Verhalten des Säugethierauges repräsentirt. Er entspricht der Campanula Halleri der Fische.

Die Pupille ist nicht immer rundlich, sondern kann einen senkrechten Spalt darstellen, dessen Ränder entweder geradlinig verlaufen oder gekerbt erscheinen (Ascalaboten).

Abgesehen von den Seeschildkröten und den Schlangen, welche eine annähernd rundliche Linse und dementsprechend keinen geräumigen Augenhintergrund besitzen, ist sie bei den Reptilien abgeplattet und zwar so, dass die vordere und die hintere Fläche einen verschiedenen Krümmungsradius aufweist.

Die vordere Kammer zeigt nur geringe Ausdehnung, d. h. stellt nur einen Spaltraum dar zwischen Cornea und Linse.

d) Vögel.

Der im Verhältniss zum Schädel monströse Bulbus hat eine, sofort in die Augen springende, absonderliche Form.

Während nämlich das Fischauge etwa hemisphärisch, das Reptilienauge mehr oder weniger rundlich gestaltet ist, erscheint der Augapfel der Vögel wie abgeknickt, so dass er in ein kleineres hinteres und ein grösseres vorderes Segment zerfällt. Letzteres, welches besonders bei Nachtraubvögeln (Fig. 323) fernrohrartig, oder auch, wie z. B. bei Wasservögeln, nur kurz ausgezogen erscheint, wird nach vorne zu durch eine ausserordentlich stark gewölbte, einer grossen dioptrischen Wirkung fähige Hornhaut abgeschlossen und indem sich letztere weit von der Linse abhebt, resultirt daraus eine stets sehr geräumige, vordere Augenkammer.

Im vorderen Abschnitt der in der Regel hyalinknorpeligen Sclera findet sich bei sämmtlichen Vögeln ein, wie wir wissen, schon von den Reptilien her vererbter Knochenring (Fig. 323, †).

Die denselben zusammensetzenden, einzelnen Knochentäfelchen sind nicht knorpelig präformirt. Meistens zu 12—15 vorhanden, greifen sie mit ihren Seitenrändern dachziegelartig übereinander (vergl. Fig. 322).

Auch im hinteren Abschnitt der Sclera, in der Umgebung des eintretenden Sehnerven, finden sich bei manchen Vögeln (z. B. bei Singvögeln und Spechten) Knochenbildungen von ring-, hufeisen- oder auch halbmondförmiger Figur. Dieselben dienen wahrscheinlich als Schutzorgane für den eintretenden Sehnerv.

Cornea und Sclera sind, obgleich sie in engstem Zusammenhange stehen, scharf von einander abgegrenzt und da letztere mit ihrem

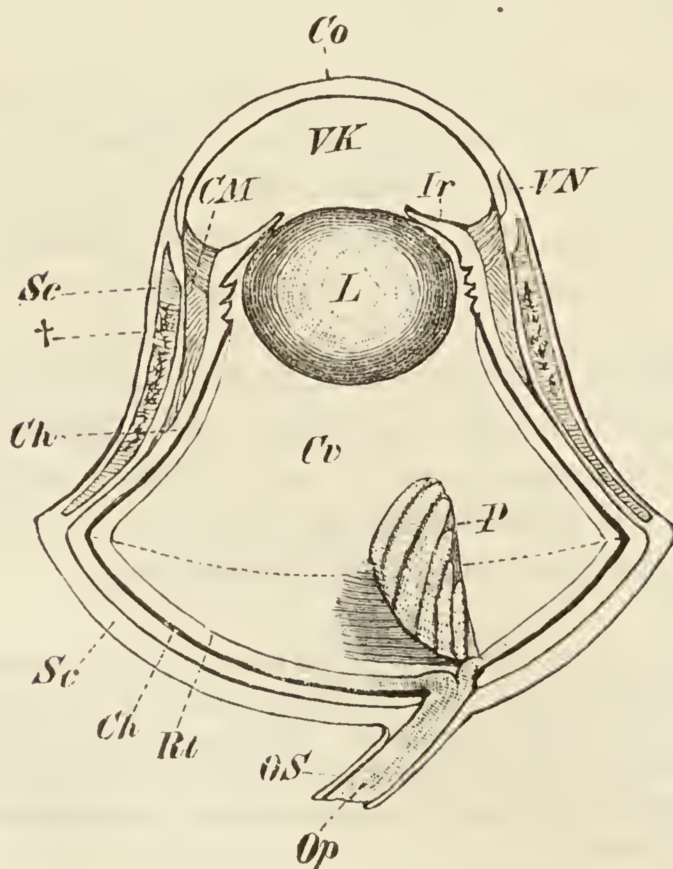


Fig. 323. Auge eines Nachtraubvogels. *Rt* Retina, *Ch* Chorioidea, *Sc* Sclera mit Knocheneinlage bei †, *CM* Ciliarmuskel, *Co* Cornea, *VN* Verbindungsnaht zwischen Sclera und Cornea, *Ir* Iris, *VK* Vordere Kammer, *L* Linse, *Cv* Corpus vitreum, *P* Pecten, *Op*, *OS* Opticus und Opticusscheide. Die zwischen der grössten Breite des Bulbus gezogene punktirte Linie zerfällt denselben in ein vorderes und hinteres Segment.

Saum über die Hornhaut übergreift, sieht es aus, als wären beide mittelst einer Schuppennaht verbunden.

Der Pecten des Vogelauges (Fig. 323, *P*) stimmt genetisch und topographisch mit demjenigen der Reptilien vollkommen überein und zwar kann er sich von der Eintrittsstelle des Opticus[1]) nach vorne bis zur Linsenkapsel erstrecken oder endigt er schon früher, ein Verhalten, das viel häufiger zu beobachten ist. Er ist entweder keilförmig, rhombisch oder viereckig, stets aber halskrauselartig gefaltet und unterscheidet sich dadurch scharf von dem homologen Gebilde der Reptilien. Die Zahl der Falten schwankt ausserordentlich stark, so dass sich hierüber keine bestimmten Angaben machen lassen.

Die Hauptmasse des Fächers besteht aus dicht verschlungenen Capillaren, welche aber nichts mit den Chorioidealgefässen zu schaffen haben, sondern mit jenen Blutbahnen im Zusammenhange stehen, welche theils im Innern des Opticus, theils in dessen Scheide verlaufen. Die bindegewebige Stützsubstanz ist sehr spärlich entwickelt.

Die Function des Fächers scheint bei Reptilien und Vögeln vorzugsweise in der Ernährung des Augenkerns und der Retina zu liegen, welch' letztere bei den genannten Thierklassen gefässlos ist. Der Apteryx allein unter allen Vögeln besitzt keinen Pecten.

Die Vögel besitzen den stärksten Ciliar-Muskel unter allen Vertebraten. Er ist wie derjenige der Reptilien quergestreift und liegt in ringförmiger Anordnung an der gewöhnlichen Stelle zwischen dem Vorderrand der Sclera und der Iris-Wurzel.

Nur aus Längsfasern bestehend, lässt er sich (bei Raubvögeln am deutlichsten) nach den verschiedensten Insertionen seiner einzelnen Schichten in drei Portionen zerfällen, wovon die eine davon unter dem Namen des Crampton'schen Muskels bekannt geworden ist (H. Müller).

Wenn nun auch die physiologische Bedeutung der einzelnen Muskelportionen noch keineswegs klar ist, so kann man doch annehmen, dass ihre Gesammtleistung darin besteht, unter Anspannung der Chorioidea und unter gleichzeitiger Betheiligung der peripheren Lagen der Iris-Muskulatur die Accommodation des Auges zu bewerkstelligen (H. Müller).

Nach vorne vom Ciliarmuskel, im sogenannten Iriswinkel, d. h. zwischen Cornearand und Iris-Wurzel, findet sich bei allen Vertebraten, vornehmlich aber bei Vögeln und Säugern entwickelt, ein aus zahlreichen, elastischen Fasern bestehendes Netzwerk (Ligamentum pectinatum der Autoren), das aus einer Ausblätterung der Descemeti'schen Haut hervorgegangen zu denken ist und das den Fontana'schen Raum einschliesst. Wir sind demselben schon einmal bei Fischen begegnet, jedoch hier unter der Form einer compacten, fibrösen Masse, die weit gegen die Cornea-Mitte und den freien Iris-Rand sich hinerstreckt (Ligamentum annulare).

Die zuweilen sehr lebhafte Färbung der Iris beruht, wie bei Amphi-

1) Die Anheftungsstelle des Fächers an die Retina entspricht dem Mariotte'schen, blinden Fleck (Mihalkovics).

bien und Reptilien, auf der Anwesenheit von Pigment, doch finden sich auch gelbe, röthliche oder violette Fetttropfen in derselben.

Die Iris-Muskulatur reagirt blitzartig schnell auf Lichteindrücke, was schon a priori auf eine ausgezeichnete Entwicklung ihres Sphincters schliessen lässt. Der Dilatator steht dahinter beträchtlich zurück.

Das Corpus ciliare zeigt sich auffallend stark entwickelt und besitzt sehr zahlreiche, an ihrem freien Rande zahnartig eingekerbte Falten, in welche Gefässschlingen eingebettet sind. Mit ihren vorderen Spitzen setzen sich diese Ciliarfalten an die Linsenkapsel fest.

Eine Argentea und Chorioidealdrüse kommt bei Vögeln nicht zur Entwicklung.

Die weitaus grösste Mehrzahl der Vögel hat eine runde Pupille, bei Eulen dagegen ist sie, wie bei manchen Reptilien, vorzugsweise in senkrechter Richtung ausgedehnt. Die Linse ist mehr oder weniger abgeplattet (am wenigsten bei den auf's Wasserleben angewiesenen Stelz- und Schwimmvögeln), und indem sie vom Augenhintergrunde durch einen sehr weiten Intervall getrennt ist, erreicht der Glaskörper eine Ausdehnung, wie sie bei keiner andern Wirbelthierklasse wieder zur Beobachtung kommt.

e) Säuger.

Der Bulbus wird hier, und zwar besonders bei Primaten, vollständiger von einer knöchernen Orbitalkapsel umhüllt, als bei den übrigen Vertebraten, wo er nach hinten und unten hin, d. h. gegen die Schläfen- und Rachenhöhle, zum grossen Theile nur durch die benachbarten Weichtheile (Kaumuskeln, Mucosa oris) abgeschlossen war.

Der Bulbus ist im Allgemeinen rundlich, doch zeigt er an der Grenze von Sclera und Cornea eine seichte, ringförmige Einziehung (Sulcus corneae).

Abgesehen von den Monotremen, wo sich als altes Erbstück von den Vögeln noch eine knorpelige Sclera entwickelt, besteht letztere bei allen Säugern aus dicht verfilztem, fibrösem Gewebe, welches nach vorne in die Cornea übergeht und hie und da eine monströse Dicke erreichen kann (Walfisch).

An der Grenze zwischen beiden liegt ein, vielleicht allen Wirbelthieren zukommender Ring- (Lymph- und Blut-) Canal, welcher mit den Maschen des Ligamentum pectinatum communiciren kann, nämlich der Canalis Schlemmii[1]) (Fig. 324, *CS*).

Die bald runde, bald ovale (Hufthiere, Cetaceen) Hornhaut ist, mit Ausnahme der wasserbewohnenden Säuger, welche eine flache Cornea besitzen, ziemlich stark gewölbt. Dies gilt namentlich für die Raubthiere, wo sie zugleich dicker ist, als bei den andern Säugethieren, welche übrigens durchweg eine viel stärkere Cornea und Membrana Descemetii besitzen, als die übrigen Wirbelthiere.

Die Pupille ist bald rund, bald queroval (Hufthiere, Känguruhs, Cetaceen u. a.) oder eine Längsspalte, z. B. bei Katzen.

In der Chorioidea zahlreicher Säuger (Raubthiere, Wiederkäuer, Beutelthiere, Pferd, Elephant, fleischfres-

1) In embryonaler Zeit liegt an dieser Stelle ein aequatorial verlaufender Venenplexus.

sende Cetaceen) entwickelt sich ein Tapetum, welches sich jedoch in den meisten Fällen nicht über den ganzen Augenhintergrund, sondern nur über die Tiefe desselben hinerstreckt. In histologischer Beziehung ist es vom Tapetum der Fische verschieden, insofern es sich nicht aus jenen Krystallen, sondern nur entweder aus Zellen (Tapetum cellulosum) oder aus wellig verlaufenden und mannigfach sich kreuzenden Fasern (Tapetum fibrosum) componirt. Jenes kommt den Raubthieren mit Einschluss der Robben, dieses dagegen den übrigen Säugethieren zu. Der blaugrün irisirende Glanz, welcher nie die Intensität der leuchtenden Farbe des Fischtapetums erreicht, beruht bei Säugethieren auf Interferenz-Erscheinungen, welche, je nachdem, von jenen Zellen oder Fasern ausgehen.

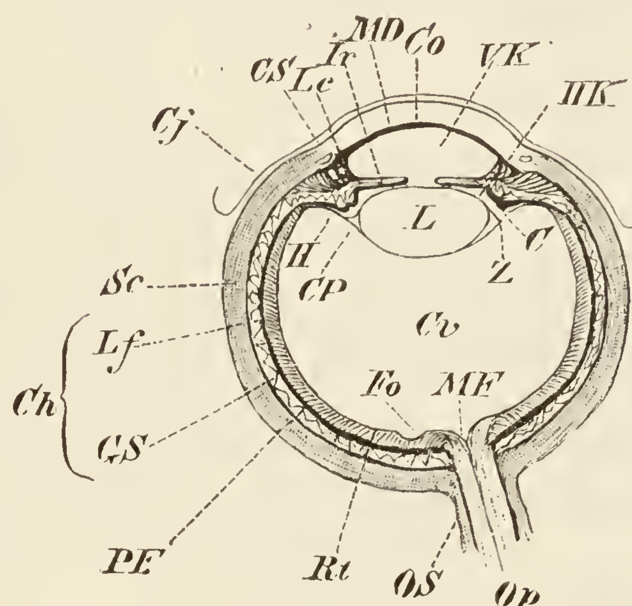


Fig. 324. Horizontalschnitt durch das linke Auge des Menschen, von oben gesehen, schematische Darstellung. *Op* N. opticus, *OS* Opticusscheide, *MF* Mariotte'scher (blinder) Fleck, *Fo* Fovea centralis (Macula lutea), *Rt* Retina, *PE* Pigmentepithel der letzteren, *Ch* Chorioidea mit ihrer Lamina fusca (*Lf*) und Gefässschicht (*GS*), *Sc* Sclera, *Co* Cornea, *Cj* Conjunctiva, *MD* Membrana Descemetii, *CS* Canalis Schlemmii (die punktirte Linie sollte durch die Sclera hindurch bis zu der kleinen, ovalen Oeffnung weiter geführt sein), *Ir* Iris, *Lc* Ligamentum ciliare, *C* Ciliarfortsatz, *VK*, *HK* Vordere und hintere Augenkammer, *L* Linse, *H* M. hyaloidea, *Z* Zonula Zinnii, *CP* Canalis Petiti, *Cv* Corpus vitreum.

Bei Thieren, welche ein Tapetum besitzen, ist das einwärts davon liegende Pigment-Epithel der Retina entweder ganz pigmentlos, also blasskörnig, oder doch nur mit sehr spärlichem Pigment versehen, jedoch kommt dem Corpus ciliare, abgesehen von albinotischen Augen, worüber später Näheres, eine Pigmentlage zu.

Ein ganz so wie bei Vögeln entstehendes und von zahlreichen Maschen durchsetztes Ligamentum ciliare kommt auch den Säugern zu, beim Menschen aber ist es nur schwach entwickelt.

Die Gefässe der Chorioidea haben dieselbe zweischichtige Anordnung wie überall, mit dem Uebergang in den Strahlenkörper aber nehmen beide Schichten einen einheitlicheren Character an. Auf eine, nur in der Foetalzeit vorhandene, dem Processus falciformis resp. dem Pecten homologe Bildung habe ich schon in der entwicklungsgeschichtlichen Einleitung hingewiesen.

In dem aus glatten Elementen bestehenden Ciliarmuskel lassen sich neben den die Hauptmasse bildenden Längszügen hie und da auch Ringfasern unterscheiden, doch scheint den Längsfasern eine grössere Bedeutung für die Accommodation zuzukommen.

Wie letztere zu denken ist, d. h. wie die Wirkung des Ciliarmuskels auf die Linse übertragen wird, haben Helmholtz, Völckers und Hensen in folgender Weise zu zeigen versucht. Die Säugethierlinse hat im ruhenden Auge nicht diejenige Gestalt, welche dem Gleichgewicht ihrer eigenen, elastischen Kräfte entspricht, sie ist vielmehr durch eine von der

Zonula Zinnii[1]) ausgehende, radiäre Spannung in der Richtung ihrer Randdurchmesser gedehnt und von vorne nach hinten entsprechend abgeplattet. Indem nun der Musculus ciliaris, der von der Sclero-cornealgrenze, als einem fixen Punkt, entspringt, die Ora serrata retinae dem Hornhautrande nähert, wird die radiäre Spannung der Zonula Zinnii nachlassen und die Linse vermag sich ihrer natürlichen Gleichgewichtsfigur zu nähern, d. h. sie wölbt sich stärker, accommodirt sich.

Es handelt sich also bei den Säugern um eine Accommodation in die Nähe, im Gegensatz zu Fischen und Amphibien, wo das Auge für gewöhnlich in die Nähe eingestellt ist.

An ihrer vorderen Fläche ist die Linse stärker abgeplattet als an ihrer hinteren, mit welcher sie, wie überall, in eine dellenartige Vertiefung (Fossa patellaris) des stets stattlich entwickelten Glaskörpers eingelassen ist. Die vordere Augenkammer ist geräumig und immer vorhanden; unter einer hinteren Augenkammer versteht man den Spaltraum zwischen Iriswurzel und vorderer Linsenfläche. Abgesehen von ihren fixatorischen Functionen der Linse gegenüber spielt die Linsenkapsel bei allen Wirbelthieren mit Ausschluss der Fische durch ihre Verbindung mit dem Ciliarmuskel bei der Accommodationsbewegung eine bedeutende Rolle. Ausser dem Ciliarmuskel hängen auch noch die radiär gestellten Falten des Corpus ciliare, welche lange nicht so zahlreich sind, wie bei Vögeln, mit der Linsenkapsel und der vorderen Fläche des Glaskörpers so fest zusammen, dass eine Trennung beider nur unvollständig gelingt, indem stets ein Theil des Pigments daran haften bleibt.

Der Strahlenkörper hat wohl für das Auge überhaupt die physiologische Bedeutung, eine Vergrösserung der gefässtragenden Fläche und so eine bessere Ernährung der benachbarten Augentheile zu erzielen (Leuckart).

Mit dem grossen Abstand der Retina von der Linse, worauf ich auch schon beim Vogelauge hingewiesen habe, wächst auch beim Säugethier die Flächenausdehnung des Gesichtsbildes, d. h. es wächst auch die Menge der erregten Retinalpunkte und damit auch die Fähigkeit, das Gesehene besser zu analysiren.

Was die Circulationsverhältnisse des Vertebraten-Auges anbelangt, so unterscheidet man im Bulbus zwei Gefässsysteme, die mit einander an der Eintrittsstelle des Sehnerven anastomosiren, nämlich ein äusseres und ein inneres. Unter dem ersteren begreift man die Gefässe der Chorioidea, Iris, Sclera und des Hornhautrandes, unter dem letzteren die Gefässe des Glaskörpers, der Campanula Halleri, des Pecten (Processus falciformis) und der Retina. Retinalgefässe kommen übrigens, wie oben schon erwähnt, nur den Säugern zu[2]). Bei Vögeln und Reptilien werden letztere

1) Die Zonula des Säugethier-Auges ist keine Membran, sondern eine Fasermasse und die Gesammtmasse dieser Fasern stellt den Befestigungsapparat der Linse dar. Aus ähnlichen, ein Gerüstwerk bildenden Fasern besteht der Glaskörper, weswegen er morphologisch der Zonula gleichwerthig ist. In den Maschen jenes Fasergerüstes findet sich Flüssigkeit In Folge dieses Verhaltens wird der Petit'sche Raum nach hinten durch keine Haut, sondern nur durch einen an der betreffenden Stelle verdickten Abschnitt des Glaskörpers abgeschlossen (H. Virchow).

2) Neuerdings haben W. Krause und Denissenko dieselben auch beim Aal und W. Müller bei Cheloniern aufgefunden.

durch die Capillarschlingen des Pecten, bei Fischen, ungeschwänzten Amphibien und Schlangen durch die Vasa hyaloidea ersetzt; die Urodelen besitzen keine Glaskörpergefässe. Bezüglich der genaueren Details verweise ich auf die Schriften von Leber und H. Virchow.

Von höchster Wichtigkeit für die Physiologie des Auges sind die von Schwalbe entdeckten, von Endothel ausgekleideten und von einer serösen Flüssigkeit erfüllten Lymphräume, welche einerseits durch die vordere und hintere Augenkammer, andrerseits durch den Peri- oder Suprachorioideal-Raum, den Intervaginalraum des Opticus, sowie endlich durch den Raum zwischen der Aussenfläche des Bulbus und der Tenon'schen Kapsel dargestellt sind. Alle diese Spalt- und Lückensysteme, wovon die beiden letzten mit dem Arachnoideal-Raum des Gehirns in directer Verbindung stehen, müssen den serösen Räumen des übrigen Körpers verglichen werden.

Es erübrigt noch, über albinotische Augen, sowie über die Farbe der menschlichen Iris, auf Grund der Manz'schen Untersuchungen, einige Bemerkungen einzuflechten.

Die röthliche Farbe der Iris bei Kakerlaken beruht im Wesentlichen auf durchsichtigen Spalten und Lacunen zwischen den Trabekeln der Iris, durch welche die Blutgefässe durchschimmern. Das Iris-Stroma ist auch bei blauen Augen pigmentlos, aber das vom Augenhintergrund zurückkehrende Licht ist durch das pigmentirte Retinaepithel, welches Kakerlaken fehlt, modificirt und erzeugt durch Interferenz die blaue Farbe. Auch die Uvea ist bei Blauäugigen pigmentirt und gerade so verhalten sich graue Augen, nur dass hier die Iris eine dichtere Structur besitzt.

Der grösste Theil der Kinder wird mit blaugrauen oder blauen Augen d. h. mit pigmentfreiem Iris-Gewebe geboren, kommt es aber später darin zur Ablagerung von Pigment, so kann aus dem ursprünglich blauen Auge ein braunes etc. werden. Das Pigment liegt ohne cellulare Begrenzung meist in kleinen Klümpchen im Iris-Stroma, ebenso sind auch das Corpus ciliare und der Ciliar-Muskel von Pigment durchsetzt, was am schönsten beim Neger zu beobachten ist.

Abgesehen vom Pigment hängt die Farbe der Iris und Pupille auch von der Dichtigkeit der Iris und Sclera, von dem Blutgehalt der ersteren, von der Vertheilung des Pigments im Uvealtractus und vom Pigment-Epithel ab. Dazu kommt noch die wechselnde Beleuchtung.

Im Alter findet durch Vorgänge regressiver Natur wieder ein Wechsel der Iris-Farbe statt. Der Grund davon liegt in der abnehmenden Transparenz der Medien, Verfärbung der Linse und in der Degeneration der Chorioidealgefässe.

Retina.

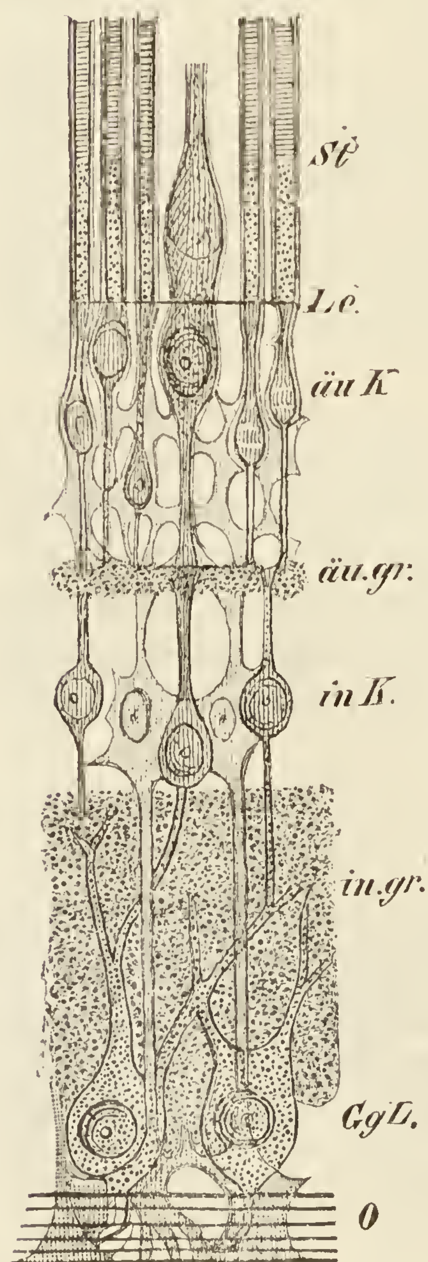
Der Eintritt des Sehnerven in den Bulbus[1]) erfolgt entweder nahezu rechtwinklig oder unter einem mehr oder weniger spitzen Winkel und dementsprechend wird die Verbindung mit der Retina unter der Form einer runden Scheibe (blinder oder Mariotte'scher Fleck) beziehungsweise einer prominirenden Papille oder eines lang-

1) An der Eintrittsstelle in die Sclera bildet sich eine Art von Lamina cribrosa, woran sich auch die Chorioidea bedeutend betheiligt.

gestreckten, keilförmigen Streifens erfolgen. Die Retina, in welche der Opticus unter Erzeugung eines Chiasmas seiner Fasern einstrahlt, muss natürlich unmittelbar neben dieser Stelle die grösste Dicke besitzen und von da aus gegen das Corpus ciliare allmälig abnehmen. Bis zur Wurzel des Strahlenkörpers ist die Retina nervöser Natur, von hier an besteht sie aber nur aus einer Zellenlage sammt der Limitans interna, welche beide die ganze Pigmentschicht des Corpus ciliare bis zur Iriswurzel überziehen. Die nach innen wie nach aussen von einer structurlosen Haut, einer Limitans externa und interna begrenzte, vollkommen durchsichtige Retina stellt wie oben schon erwähnt, die nervöse, lichtpercipirende Haut des Auges dar. Sie besteht ursprünglich aus zahlreichen, dicht stehenden, spindelförmigen Zellen, die sich weiterhin von innen nach aussen zu folgenden concentrischen Schichten differenziren:

Gehirnschicht (peripheres Ganglion opticum, s. Retina ganglion (Schwalbe)).	1) Nervenfaser- 2) Ganglien- 3) Innere granulirte oder moleculäre- 4) Innere Körner- 5) Zwischenkörner- oder äussere granulirte-	Schicht
Sehzellenschicht	6) Aeussere Körner- 7) Stäbchen- und Zapfen- mit dem Pigment-Epithel.	

Dazu kommt noch die **Membrana limitans interna** und **externa**, wovon die erstere zwischen Glaskörper und Nervenfaserschicht, die letztere zwischen der äusseren Körner- und der Stäbchen-Zapfen-Schicht ihre Lage hat (Fig. 325).



Somit liegen im Wirbelthierauge die letzten Endglieder der Neuro-Epithelien, worunter man die Stäbchen und Zapfen, sowie die äussere Körnerschicht versteht, nach aussen d. h. den einfallenden Lichtstrahlen geradezu abgewandt. Letztere müssen also, bis sie zu ihnen gelangen, sämmtliche, nach innen von ihnen gelegenen Retinalschichten durchsetzen, was aber keine Schwierigkeit hat, da die gesammte Retina in lebendem Zustande, wie oben schon bemerkt, eine helle, durchsichtige Beschaffenheit hat.

Die Schichtung der Retina ist bei allen Vertebraten dieselbe, wenn auch bezüglich der Entwicklung der einzelnen Lagen, so vor Allem der Stäbchen-Zapfenschicht sehr bedeutende

Fig. 325. Retina, nach Merkel. Die nervöse Substanz ist schwarz, die Stützsubstanz lichter, grau gehalten. *O* Nervenfaserschicht, *GgL.* Ganglienschicht, *in.gr.* innere granulirte Schicht, *in K.* innere Körnerschicht, *äu.gr.* äussere granulirte Schicht, *äu K.* äussere Körnerschicht, *Le.* Limitans externa, *St* Stäbchen-Zapfenschicht.

Schwankungen vorkommen. Dieselben erstrecken sich sowohl auf die Grösse als auf die Zahl, doch lässt sich im Allgemeinen behaupten, dass die Dicke der Stäbchen-Zapfenschicht in umgekehrter Proportion steht zu derjenigen der äusseren Körnerschicht.

Fische besitzen die absolut längsten Stäbchen, so dass hier die Dicke der Stäbchenschicht ein Drittel, ja sogar in seltenen Fällen die Hälfte der ganzen übrigen Netzhaut betragen kann. Bei Säugern macht sie etwa den vierten Theil aus und ähnlich verhält es sich bei Vögeln.

Die dicksten Stäbchen (die Zapfen sind viel kleiner) besitzen Frösche und Salamander, vor allen die Spelerpesarten, so dass auf dem Raum eines Quadrat-Millimeters nur etwa 30,000 Stäbchen Platz haben, während der Mensch auf demselben Raum deren 250,000—1,000,000 besitzt. Die Vögel halten darin etwa die Mitte (Leuckart)[1]).

Die Zapfen und Stäbchen, welche als kleine Höcker auf der Limitans externa hervorsprossen, sind insofern als integrirende Bestandtheile der äusseren Körner aufzufassen, als sie nur Abscheidungen des Protoplasmas der letzteren darstellen. Sie gehören also zu den Cuticularbildungen und sitzen den, die eigentlichen Kerne der Sehzellen repräsentirenden Körnern kappenartig auf. Daraus erhellt zur Genüge die Berechtigung des oben aufgestellten Satzes, dass die Stäbchen-Zapfen- sowie die Körnerschicht als eine durchaus einheitliche Bildung zu betrachten sind.

Stäbchen und Zapfen sind für gewöhnlich in formaler Beziehung scharf von einander getrennt, doch giebt es auch Thiere (Urodelen), wo ganz allmälige und fast unmerkliche Uebergänge zwischen ihnen existiren. Phyletisch am ältesten sind die Stäbchen, aus denen sich die Zapfen erst secundär entwickelt haben müssen. Es ist sehr wahrscheinlich, wenn nicht gewiss, dass allen jetzt lebenden Wirbelthieren ohne Ausnahme sowohl Stäbchen als Zapfen zukommen, wenn auch beide bei den verschiedenen Thiergruppen eine sehr verschiedene Rolle spielen. So herrschen bei den Fischen die Stäbchen so stark vor, dass man (M. Schultze u. A.) vielen von ihnen, wie z. B. allen Teleostiern, die Zapfen überhaupt absprach. Bei den Reptilien dagegen, deren Retina in ihrem Bau nach den verschiedenen Gruppen stark variirt[2]), schlagen die Zapfen weitaus vor und dasselbe gilt auch für die Vögel, was im Sinne einer Vererbung zu deuten ist.

Was aber die Zapfen der Reptilien und Vögel noch besonders auszeichnet, das ist der Besitz von bunt gefärbten Oeltropfen. Sie treten erst spät in der Entwicklung auf und zeigen oft die lebhaftesten und mannigfaltigsten Farben, wie z. B. bei Cheloniern, wo Rubinroth, Carmin-ziegelroth, Grün, Orange, Gelb etc. vorkommen kann.

Farblose oder nur schwach gelb gefärbte Oelkugeln finden sich bei den meisten Sauriern, sowie bei den Anuren.

Bei Vögeln, wo Bläulich, Dunkel- und Hellgrün, sowie Gelb in den

---

1) Vom Brillensalamander zum Triton und von diesem zum Axolotl werden die Retinaelemente immer grösser und weniger zahlreich. Am einfachsten ist die Netzhaut des Axolotl's gebaut, diejenige des Brillensalamanders dagegen gleicht schon derjenigen der Anuren, ist also viel complicirter (Emery). Die Retina von Protopterus stimmt mit derjenigen der Urodelen im Wesentlichen überein.

2) Vielleicht steht dieses Verhalten mit einem mehrwurzeligen Ursprung dieser Wirbelthierklasse im Zusammenhang.

verschiedensten Nüancen vorschlägt, sind die Farben nicht so brillant, ganz abgesehen davon, dass auch hier viele farblose Kugeln vorkommen. Während aber bei Reptilien zwischen Zapfen mit Kugeln auch solche ohne Kugeln existiren, sind die Zapfen der Vogelretina alle damit versehen. Bei Urodelen sind sie bis jetzt so wenig nachgewiesen wie bei Crocodiliern, Ophidiern und Geckotiden[1]).

Unter den Säugethieren finden sich, wie C. K. Hoffmann gezeigt hat, einzig und allein bei Beutelthieren jene Oeltropfen und wir dürfen hiervon vielleicht einen weiteren Hinweis auf ihren genetischen Zusammenhang mit den Reptilien erblicken.

Einen durchaus einheitlichen Character besitzt die Vogel-Retina. Eine directe Uebergangsform zwischen ihr und der Reptilien-Retina existirt nicht, wenn auch die Chelonier in vielen Punkten Anklänge bieten.

M. Schultze sprach der Retina aller nächtlichen, im Dunkeln lebenden Thiere die Zapfen ab und gründete wesentlich darauf die Hypothese, dass die Zapfen der Farbenempfindung (Perception qualitativer Lichtdifferenzen) und die Stäbchen der einfachen Lichtempfindung (Perception quantitativer Lichtdifferenzen) dienen sollen.

Diese Hypothese musste natürlich hinfällig werden, nachdem W. Krause die Zapfen auch bei einer Reihe nächtlicher Thiere nachzuweisen im Stande war. Nach letzterem Autor besteht jetzt die einzige durchschlagende Differenz zwischen den Netzhäuten der nächtlichen und der übrigen Wirbelthiere nur in der relativen Länge der Aussenglieder bei den Nachtthieren.

In der Netzhaut aller Wirbelthiere (nur von den Neunaugen, dem Proteus und den Gymnophionen ist hierüber nichts Sicheres bekannt) existirt eine in besonderer Weise organisirte Stelle des schärfsten Sehens. Es ist dies die in der Mitte des hinteren Augensegmentes oder auch mehr gegen die Schläfenseite zu liegende, genetisch vielleicht auf die foetale Augenspalte zurückführbare (Manz, Huschke, Kölliker) **Fovea centralis** oder, wie sie ihrer bei den Primaten gelblichen Farbe wegen genannt wird, **Macula lutea** (Fig. 324, *Fo*).

Ihre grubige Einsenkung und scharfe Abgrenzung von der übrigen Netzhaut beruht darauf, dass sich hier sämmtliche, der Stäbchen-Zapfenschicht aufliegende Retinaschichten verdünnen, ja dass sogar die Stäbchen gänzlich fehlen und nur die Zapfen, in ungewöhnlicher Verlängerung und Verschmälerung persistiren. Letzteres gilt übrigens nur für Fische und Reptilien, während bei Amphibien und Säugern keine Unterschiede existiren.

Bei Vögeln ist noch eine zweite, excentrisch liegende Fovea centralis nachgewiesen, doch kann hier auf ihre physiologische Bedeutung nicht eingegangen werden und ebenso muss ich für die feinere, histologische Structur der Netzhaut auf die betreffenden Fachschriften verweisen, doch sei Folgendes noch erwähnt.

In der Netzhaut aller Vertebraten kann man zwei Substanzen, eine

1) Ueber die physiologische Bedeutung der Oelkugeln sind die Acten noch nicht geschlossen, der Wahrheit am nächsten scheint mir jedoch die von Hensen aufgestellte Hypothese zu kommen, dass nämlich die Oelkugeln zur Absorption bestimmter Lichtstrahlen dienen könnten, welche nicht zur Perception kommen sollen.

nervöse und eine aus umgewandelter Nervensubstanz bestehende **Gerüst- oder Stützsubstanz (Fulcrum)**, unterscheiden. Letztere zeigt bei den verschiedenen Thierklassen eine sehr verschieden starke Entwicklung und besteht aus Fasern von sehr variablem Durchmesser, welche sich theils zu Netzen verschlingen, theils frei verlaufen, nach allen Richtungen hin sich verzweigend und verbindend (Fig. 325). Die Membrana limitans externa und interna, sowie die ebenfalls zur Gerüstsubstanz gehörige moleculäre und Zwischenkörnerschicht werden durch die radiär verlaufenden Bindegewebspfeiler gestützt und zusammengehalten (M. Schultze, W. Manz, H. Müller).

Ehe wir die Netzhaut verlassen, haben wir noch der glänzenden Entdeckung des **„Sehpurpurs“** (Rhodopsin, Kühne) durch F. Boll zu gedenken, welche für das Verständniss des Sehactes von eminenter Tragweite geworden ist. Jedes Stäbchen und jeder Zapfen der Retina stecken mit ihren Aussengliedern in einer Pigmentscheide, die unter dem Einflusse des Lichtes durch bartartige Zellenfortsätze des Pigment-Epithels geliefert wird [1]).

Während man früher die einzige Bedeutung des bis vor nicht langer Zeit zur Chorioidea gerechneten Pigment-Epithels einzig und allein darin erblickte, das Augen-Innere zu einer Camera obscura zu gestalten, hat Kühne, die Boll'sche Entdeckung weiter verfolgend, gezeigt, dass demselben noch die weitere, wichtige Eigenschaft zukommt, eben jenen „Sehpurpur“ oder das Seh-Roth zu erzeugen, welches sich als Farbstoff in Lösung und in fester Form darstellen lässt.

Betrachtet man eine noch frische Retina eines eben getödteten Thieres, so zeigen die Stäbchencylinder (die Zapfenaussenglieder sind niemals gefärbt) eine lebhaft purpurne oder violette Eigenfarbe, die schon nach 20 Sekunden im Licht verblasst, durchsichtig wird und schliesslich in Folge der Gerinnung von Eiweisskörpern in eine milchweisse Farbe übergeht. Untersucht man die Thiere bei Gaslicht oder im Scheine der Natronflamme im dunklen Zimmer, so lässt sich die Purpurfarbe 24—48 Stunden und noch länger erhalten.

Indem also das einfallende Licht den Sehpurpur beständig verzehrt, stellt die Retina eine photographische Platte dar, ja eine ganze photographische Werkstatt, worin der durch das Pigment-Epithel dargestellte Arbeiter durch Auftragen neuen, lichtempfindenden Materials („Seh-Stoff“) (Purpur) die Platte immer wieder vorbereitet und zugleich das alte Bild verwischt (Kühne, Optographie, Optogramm).

Auch viele Wirbellose z. B. Cephalopoden, Crustaceen und manche Insecten besitzen den Sehpurpur, doch rührt hier die rothe Farbe von anderen Ursachen, nämlich von im Licht sehr langsam vergänglichen Pigmenten her (Kühne).

---

1) Diese Fortsätze des Pigment-Epithels sind schon bei Myxinoiden vorhanden, enthalten aber hier noch kein Pigment (W. Müller). Die Zellen des Pigment-Epithels von Proteus entbehren der protoplasmatischen Fortsätze, überhaupt bleibt das Proteus-Auge auf niederer Entwicklungsstufe stehen (vergl. pag. 402). Der blinde Fisch Chologaster papilliferus besitzt kein Pigment-Epithel (R. Wright).

Nach neueren Untersuchungen sind die zwischen die Stäbchen und Zapfen eindringenden Fortsätze der einzelnen Pigmentzellen selbst nicht beweglich, allein die in ihnen befindlichen Pigmentkörnchen gerathen unter dem Lichteinfluss in strömende Bewegung. Am entgegengesetzten Zellende findet sich eine napfförmige, aus Keratinsubstanz bestehende Cuticular-Kappe.

Daraus ergiebt sich also, dass es sich beim Seh-Act keineswegs um eine der Bewegung des Lichtäthers entsprechende Schwingungsweise der Retina, dass es sich, mit andern Worten, nicht um einen, dem sogenannten adäquaten Reize ähnlichen Vorgang in derselben handelt, sondern dass Alles auf einem photochemischen Processe beruht.

Es muss übrigens ausdrücklich bemerkt werden, dass die Existenz des Sehpurpurs keine conditio sine qua non für den Sehact sein kann. Dies wird schon dadurch bewiesen, dass, da das Rhodopsin stets nur an die Stäbchen gebunden ist, alle jene Thiere (viele Reptilien z. B.) dasselbe nicht besitzen können, welche in ihrer Retina nur Zapfen und keine Stäbchen besitzen. Ebenso wird die bei allen Vertebraten nur aus Zapfen bestehende Fovea centralis nie Rhodopsin besitzen können.

Einigen Nachtthieren, wie z. B. dem Ziegenmelker und den Fledermäusen (Vespertilio serotinus) fehlt das Sehroth ebenfalls und dies gilt auch für Tauben und Hühner. Der Dachs sowie die Eule besitzen es trotz ihres nächtlichen Lebens.

Zum Schlusse sei noch einer hochwichtigen Entdeckung Engelmann's Erwähnung gethan.

Die Zapfen aller Wirbelthiere verkürzen sich unter Einwirkung des Lichtes und verlängern sich im Dunkeln („photomechanische Reaction der Zapfen"). Durch Versuche lässt sich ermitteln, dass der Ort der Reizung in den (contractilen) Zapfen-Innengliedern zu suchen ist.

Der absolute und relative Betrag der Längenänderung ist bei den Zapfen der verschiedenen Thiere im Allgemeinen verschieden und kann auch bei verschiedenen Formen von Zapfen des nämlichen Auges unter gleichen Umständen sehr bedeutend differiren. Die grössten Längenänderungen zeigten die Zapfen von Fischen und Fröschen; sehr gering sind sie bei der Ringelnatter.

Die Bewegung der Zapfen und des Pigmentepithels ist direct abhängig vom Nervensystem. Dies beweist, dass dieselbe auch im andern, vor Licht ganz geschützten Auge eintritt, und dies gilt sogar noch für decapitirte Thiere, falls das Gehirn erhalten blieb.

Also handelt es sich um ein sympathisches Zusammenwirken beider Netzhäute auf Grund einer durch Nervenbahnen (d. h. die Nervi optici) erfolgenden Association der Nerven und Pigmentzellen. Die Nervi optici fungiren also nicht nur als centripetal leitende, lichtempfindliche, sondern auch centrifugale, motorische Bahnen. Folglich muss es sich im Sehnerven um zweierlei verschiedene Nervenfasern handeln; allein die Zapfen und Pigmentzellen sind auch auf reflectorischem Wege von irgend einer entfernteren Körperstelle aus erregbar, wie z. B. von der äusseren Haut aus, wenn man sie dem Sonnenlicht aussetzt, und dies gilt für Frösche, deren Augen vollständig im Dunkeln gehalten werden. Auch während des Strychnintetanus und bei Inductionsschlägen sind Bewegungen zu constatiren, also bei Eingriffen, wo es sich um gar keine Mitwirkung des Lichtes handelt.

Hilfs-Organe des Auges.

a) Augenmuskeln.[1])

Der Bewegung des in der von Fett, Lymphe und Bindegewebe ausgepolsterten Orbita nach Art eines Kugelgelenkes sich bewegenden Bulbus oculi stehen bei sämmtlichen Wirbelthieren (die Myxinoiden ausgenommen) sechs Muskeln vor, welche ihrer geraden Verlaufsrichtung wegen als **Mm. recti** und **obliqui** bezeichnet werden. Man unterscheidet allgemein vier Mm. recti, einen superior, inferior, externus und internus. Nach Grösse und Beweglichkeit zahlreicher Schwankungen (relativ am schwächsten bei Vögeln, am stärksten bei Säugern entwickelt) unterliegend, beschreiben sie in den meisten Fällen um den central liegenden N. opticus einen pyramidalen Hohlraum, dessen Spitze hinten im Augengrund, dessen basale Oeffnung dagegen in der Aequatorialebene des Augapfels gelegen ist.

Während nun die geraden Augenmuskeln gewöhnlich im Augenhintergrund, häufig z. B. von der Duralscheide des Opticus, ihren Ursprung nehmen, können sie bei gewissen Teleostiern in einem an der Basis cranii liegenden Canal entspringen und demgemäss eine stattliche Länge gewinnen (vergl. Fig. 88 Ac). Stets inseriren sie sich am vorderen Segment des Bulbus oculi.

Die schiefen Augenmuskeln zerfallen in einen obliquus superior und inferior. Beide entspringen gewöhnlich nahe übereinander an der inneren, d. h. der nasalen Seite der Orbita und indem sie von hier aus dorsal- und ventralwärts den Bulbus in äquatorialer Richtung umgreifen, stellen sie gewissermaassen ein musculöses Ringband desselben dar. Ihre Insertion findet in der Regel in der Nähe derjenigen des Rectus superior und inferior und zwar nach vorne oder nach hinten davon statt.

Eine Abweichung von diesem Verhalten zeigen die Säuger, bei welchen der Obliquus superior tief im Augenhintergrunde entspringt, dann in der Längsaxe der Orbita nach vorne gegen den inneren Augenwinkel läuft, wo er sehnig wird und durch eine faserknorpelige Rolle (Trochlea) tritt,

1) Wie früher schon bemerkt, sind die Augenmuskeln keine Körpermuskeln, entsprechen also nicht Urwirbeln, sondern gehören in das System der Visceralmuskeln und dies ist für die Phylogenese von tief einschneidender Bedeutung. Es handelt sich also dabei (vergl. die Einleitung zum Kopfskelet und zu den Hirnnerven) zunächst um die vorderste Kopfhöhle des Embryos, aus welcher drei von den geraden Muskeln und der Obliquus inferior hervorgehen, weiterhin aber auch noch um die zweite, aus welcher der obere schiefe, und um die dritte, aus welcher ebenfalls ein gerader Augenmuskel (M. externus) entspringt. Dies complicirt die Frage nach der Phylogenie des Wirbelthier-Auges schon von vorne herein ganz ausserordentlich, und wenn es sich auch bestätigen sollte, dass die heutige Linse eine „umgewandelte Ektoderm-Kiemen-Einstülpung“ ist, so ist doch der Nachweis darüber, in welcher Beziehung letztere zu allen oder auch nur einigen der jetzigen Augenmuskeln gestanden haben mag, im Einzelnen sehr schwer zu führen. Gleichwohl aber ist mit der Lösung jenes schwierigen Problems durch die wichtigen Arbeiten von Dohrn, auf denen die eben gegebene Darstellung fusst, ein respectabler Anfang gemacht, und ich will nur noch erwähnen, dass der genannte Autor jenes zuerst von Balfour entdeckte, die vordersten Kopfhöhlen mit einander verbindende und aus ihnen herausentwickelte Blastem als letzte Spur einer Hypophysis-Muskulatur auffasst. Dasselbe liegt vor der Spitze der Chorda, unter der Hypophysis-Einstülpung und datirt aus einer Zeit, wo die Hypophyse noch als Kiemenspalte fungirte.

welche an dem durch das Stirnbein gebildeten oberen Augenhöhlenrand fest angewachsen ist. (Daher der Name Musculus trochlearis). Erst von dieser Stelle an wechselt der Muskel seine Richtung und lenkt in querem Lauf zum Bulbus ab.

Ausser diesen sechs, bis jetzt aufgeführten Augenmuskeln existirt bei Säugern mit nach der Schläfenseite offener Orbita, ferner bei Reptilien (abgesehen von den Ophidiern) und ungeschwänzten Amphibien noch ein siebenter Muskel, der seiner Function nach sehr passend Retractor bulbi genannt wird. Dieser Muskel, welcher seine stärkste Entwicklung bei Hufthieren erreicht, entspringt im Hintergrunde der Augenhöhle neben dem Foramen opticum, wird bald nach seinem Ursprung vom Sehnerven durchbohrt und besitzt dann in seinem Lauf nach vorwärts, ähnlich wie die Gruppe der Recti, die Form einer Pyramide, welche aber nicht wie dort seitlich durchbrochen, sondern ganzwandig ist und, den Opticus umhüllend, einwärts von den Recti getroffen wird. Die Insertion findet am Augenhintergrund rings um die Stelle des Sehnerven-Eintrittes statt.

Dem Menschen und den Affen, die bekanntlich eine allseitig von Knochen geschlossene Augenhöhle besitzen, fehlt dieser Muskel [1]).

Der M. retractor und M. rectus externus werden vom N. abducens, der Obliquus superior vom Trochlearis und alle übrigen, bis jetzt beschriebenen Augenmuskeln vom N. oculomotorius versorgt.

Mit den bis jetzt beschriebenen Augenmuskeln ist ihre Reihe noch nicht erschöpft. So besteht bei Anuren ein, die ventrale Circumferenz des Bulbus membranartig umhüllender Muskel, der als Levator bulbi und somit als Antagonist des Retractor zu bezeichnen ist. Spuren davon sind auch bei Lacertiliern nachgewiesen und es ist höchst wahrscheinlich, dass der M. depressor palpebrae inferioris der Anuren und Saurier als selbständig gewordene Portion dieses Muskels anzusehen ist (A. Ecker, M. Weber).

Bei Reptilien und Vögeln sehen wir noch zwei weitere Muskeln auftreten, die im Dienste der sogenannten Nickhaut stehen. Es sind dies der M. quadratus und pyramidalis und ich will sie in ihrem Verhalten bei Vögeln kurz skizziren. Beide liegen dem Augengrunde dicht auf; der Quadratus entspringt vom oberen Rand des letzteren und läuft unter radiärer Anordnung seiner Fasern bis in die Nähe des Opticus-Eintrittes. Hier hört er mit einem nach unten concaven Rand auf und dieser schliesst mit einer Sehne ab, welche von einem Canal durchbohrt wird (Fig. 326, *). In letzterem läuft nun die fadenartig feine Sehne des zweiten Muskels, des Pyramidalis, welcher unterhalb des Opticuseintrittes entspringt, zum Quadratus emporsteigt und innerhalb desselben sehnig werdend, den Opticus in scharfem Bogen umkreist, um endlich am Boden des Augapfels nach vorne gegen den unteren Orbitalrand zu laufen (Fig. 326, †). Ehe sie diesen erreicht, passirt sie in der Nähe

---

1) Sehr eigenthümlich sind die in dem derben Periost der Orbita, d. h. in der sogenannten Periorbita der Säuger (namentlich bei Ein- und Zweihufern) vorkommenden Spuren glatter Muskeln, die sich nach H. Müller auch in der Fissura orbitalis inferior des Menschen finden. Dieser Musculus orbitalis erhält seine Nerven aus dem Ganglion spheno-palatinum und zieht sich auf deren Reizung zusammen, was zur Folge hat, dass der Bulbus nach aussen hervortritt.

der vorderen Scleragrenze eine zweite Rolle, schlägt, vom unteren Augenlid bedeckt, eine quere Richtung ein und strahlt in die Bindesubstanz der Nickhaut aus. Diese beiden Muskeln, welche der Nickhaut eine ausserordentliche Beweglichkeit verleihen, werden vom Abducens versorgt.

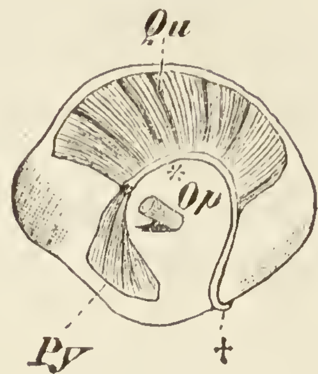


Fig. 326. Nickhautmuskeln vom Bussard. Nach Leukkart. *Qu* Quadratus mit seiner durchbohrten Sehne (*), durch welche die Sehne (†) des Pyramidalis (*Py*) hindurchläuft, *Op* N. opticus.

Bei Crocodiliern, Sauriern und Cheloniern erleidet dieser Muskelapparat gewisse Modificationen, doch da dieselben nicht so bedeutend sind, um eine besondere Besprechung zu rechtfertigen, so mag es genügen, einfach darauf hingewiesen zu haben.

Die Nickhaut der Frösche wird, wie Manz dargethan hat, durch keinen besonderen Muskelapparat bewegt, sondern synchron mit jeder Contraction des Retractor bulbi über das Auge weggeschoben. Der freie Rand der Nickhaut geht nämlich am äusseren und inneren Augenwinkel in eine fadenartige Sehne über, welche die untere Fläche des Bulbus ringartig umgreift und hier auf den Ursprungstheil des Retrator bulbi zu liegen kommt, mit welchem sie sich durch fibröses Gewebe fest verbindet. Dass der Depressor palpebrae inferioris als ein vom Levator bulbi sich abspaltendes Muskelbündel zu betrachten ist, habe ich oben schon erwähnt.

Auch bei Säugethieren steht der Retractor bulbi in Beziehung zum Vorschieben der Nickhaut, obgleich kein organischer Zusammenhang zwischen beiden besteht. Wird nämlich der Bulbus zurückgezogen, so wird in Folge des von letzterem ausgeübten Druckes die die Membrana nictitans fast bis zu ihrem freien Rand hin stützende, zwischen Bulbus- und Nasenwand eingeschobene Knorpellamelle am inneren Augenwinkel federartig vorschnellen. Das Zurückziehen der Nickhaut geschieht, wie das Vortreten des Bulbus, wesentlich durch elastische Kräfte (Leuckart).

Bei Haifischen, worunter manche Arten wie z. B. Mustelus, Carcharias, Galeus, Scyllium canicula u. a. ebenfalls eine Nickhaut besitzen, wird dieselbe durch glatte Muskeln bewegt, welche in die Conjunctiva oder auch in die Orbitalwand ausstrahlen.

Die Cetaceen besitzen einen starken, vom N. abducens versorgten Retractor bulbi. Durch einen an ihm befindlichen Ausschnitt tritt der N. opticus hindurch.

Die Hauptmasse der vier Mm. recti der Cetaceen inserirt sich nicht am Bulbus, sondern strahlt weiter nach vorne zu fächerförmig in die Lider aus, so dass ein aus vier Portionen bestehender, das Oeffnen der Lider besorgender, mächtiger M. palpebralis entsteht. Da die beiden Mm. obliqui ausserhalb dieses Muskelkegels liegen, so müssen sie denselben durchbohren, um zum Auge zu gelangen. Dazu kommt, dass der M. obliquus inferior in seiner Anordnung und seinem Verlauf von dem gleichnamigen Muskel der übrigen Wirbelthiere ausserordentlich stark abweicht (vergl. M. Weber: Studien über die Säugethiere, pag. 114, 115). Ein kleiner, vom Dach der Augenhöhle entspringender, parallel dem Orbitalrand verlaufender und dann vor der Trochlea des Obliquus superior scharf nach unten umbiegender Muskel wurde bei Hyperoodon rostratus von M. Weber nachgewiesen. Seine Fasern ver-

lieren sich zwischen dem Rectus superior und internus und seine morphologische Stellung ist nichts weniger als klar.

Erwägt man nun die geringe Beweglichkeit resp. Rigidität der Augenlider der Cetaceen, so ist auf den ersten Blick nicht recht ersichtlich, welche Bedeutung jene geradezu monströs entwickelte Muskulatur haben soll, und dies gilt vor Allem für den M. palpebraris, dessen obere und untere Portion bei Balaenoptera Sibbaldii ungefähr das Maass eines schwachen M. glutaeus maximus des Menschen erreichen kann. Es kann nun, nach den Ausführungen M. Weber's, nicht zweifelhaft sein, dass die Hauptfunction des M. palpebralis nicht sowohl auf die Bewegung der Augenlider, als vielmehr darauf gerichtet ist, die letzteren gespannt zu halten und das Auge vor dem ungeheuren Druck der Wassersäule zu schützen[1]), wenn das Thier sich in Tiefen von 800 und mehr Faden Tiefe bewegt. Wesentlich unterstützend wirkt dabei auch die enorm dicke Sclera und wahrscheinlich ist auch der elastische Fettpanzer des Körpers von demselben Gesichtspunkt aus und nicht allein als gutwirkender Schutzapparat gegen die Kälte zu betrachten. Dafür spricht schon der Umstand, dass jene Fetthülle auch den in tropischen Gewässern lebenden Arten zukommt, die derselben doch gewiss nicht bedürfen.

Dass jene Auffassung des M. palpebralis die richtige ist, beweist, wie M. Weber auf das Ueberzeugendste nachgewiesen hat, die Thatsache, dass auch andere im Wasser lebende Säugethiere, wie z. B. die Pinnipedier, einen kräftigen M. palpebralis besitzen. Auch hier sieht man deutlich, dass die Portionen des M. palpebralis Theile sind der entsprechenden Mm. recti, allein die obere Portion hat sich zu einem selbständigen Levator palpebrae superioris differenzirt. Ausser den Mm. recti ist noch ein M. retractor vorhanden. Bei Lutra vulgaris sieht man, wie der M. palpebralis allmählich schon eine Rückbildung erfährt, bis schliesslich bei den übrigen Säugern nur noch ein Rest desselben in Form des **M. levator palpebrae superioris** übrig ist. In diesem Verhalten erblickt M. Weber nicht etwa eine aus gleichen äusseren Verhältnissen resultirende Convergenz-Erscheinung, denn, wenn es sich um letztere handelte, wäre nicht einzusehen, warum jener Muskel nicht auch andern im Wasser lebenden Säugethieren, wie z. B. dem Hippopotamus, den Sirenen etc. zukommen sollte. Es handelt sich vielmehr um verwandtschaftliche Beziehungen, welche in jenem Muskel zwischen Cetaceen, Pinnipediern und Lutra zum Ausdruck kommen. Dafür sprechen auch noch zahlreiche andere Thatsachen.

b) Lider.

Die als Schutzorgane dienenden **Augenlider** finden sich bei wasserbewohnenden Thieren, vor allen bei Fischen, nur in rudimentärer Form und zwar als kreis- oder halbkreisförmige, starre Hautfalten oder -Lappen, welche das Auge an seiner oberen und unteren Circumferenz von seiner Umgebung mehr oder weniger scharf abgrenzen.

---

1) Käme ein Fisch plötzlich aus grosser Tiefe an die Oberfläche, so würden seine Augen aus den Höhlen hervorquellen; wäre es ein Fisch mit Schwimmblase, so läge sein Magen umgestülpt in der Mundhöhle, wenn nicht gar die Bauchhöhle geplatzt wäre (M. Weber). Alles dies sind ja bekannte Dinge und ich erinnere nur an den Kropffelchen.

Wenn auch die Augenlider der Selachier etwas höher entwickelt sind, als die der übrigen Fische, so erfreuen sie sich doch keiner selbständigen Beweglichkeit und stehen weit hinter denjenigen der höheren Thiere zurück.

Auf ihrer Rückseite sind die Augenlider aller Vertebraten von der Bindehaut des Auges, d. h. von der in die Kategorie der Schleimhäute gehörigen Conjunctiva überkleidet [1]). Indem sie sich auf den Bulbus hinüberschlägt, erzeugt sie den sogenannten Fornix conjunctivae (Fig. 328, *Fo*).

In der Conjunctiva[2]) der Eidechsen (Selachier verhalten sich ähnlich) hat Leydig eine Menge, besonders stark am vorderen Augenwinkel entwickelter, Muskeln beschrieben, die sich zu einer gegen die Lider, die Nickhaut und die Harder'sche Drüse hinziehenden eigentlichen Muskelhaut vereinigen.

Auch die Augenlider der Amphibien, Reptilien und Vögel sind in der Regel von der umgebenden Haut noch nicht scharf differenzirt und stehen, indem sie keiner oder einer nur sehr geringen Bewegung fähig sind, überhaupt noch auf niederer Entwicklungsstufe. Dies gilt in erster Linie für das, zuweilen (Lacertilier, Scinke, Vögel) von Hautknochen oder Faserknorpel gestützte, obere Augenlid.

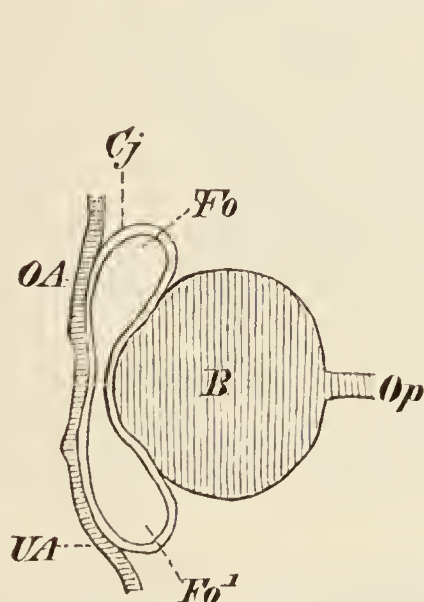


Fig. 327.

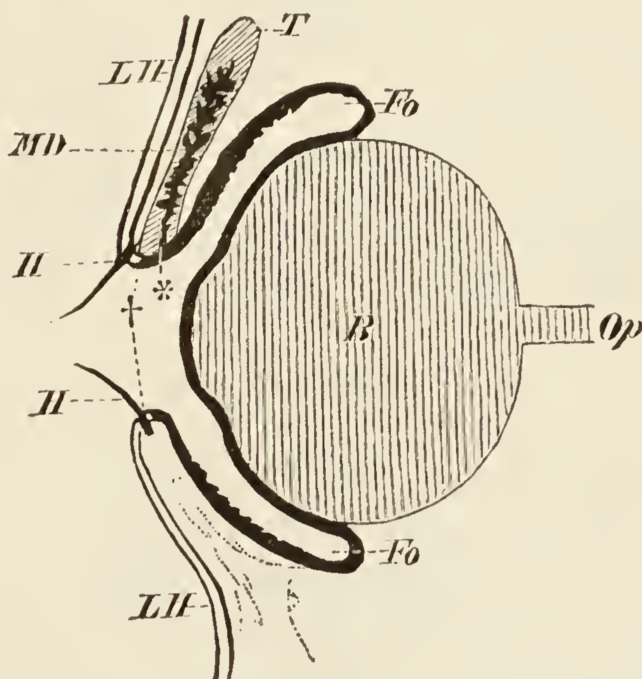


Fig. 328.

Fig. 327. Schematische Darstellung des Schlangen-Auges. *Op* N. opticus, *B* Bulbus oculi, *Cj* Conjunctiva, *Fo*, *Fo*¹ Fornix derselben, *OA*, *UA* Oberes und unteres Augenlid, welche vor dem Auge zur sogenannten Brille mit einander verwachsen.

Fig. 328. Senkrechter Durchschnitt durch das Säugethier-Auge, schematische Darstellung. *Op* N. opticus, *B* Bulbus oculi, *Fo*, *Fo* Fornix Conjunctivae, *LH*, *LH* Aeussere Haut der Augenlider, welche sich am freien Lidrand bei † † in die Conjunctiva umschlägt, *T* Tarsus mit eingelagerter Meibom'schen Drüse (*MD*), welche bei * ausmündet. *HH* Wimperhaare.

---

1) Bei Fischen besitzt dieselbe trotz ihrer zarten, pelluciden Beschaffenheit die Eigenschaften der gewöhnlichen Körperhaut und auch bei anderen Wirbelthieren mit rudimentären Augen, wie bei Proteus, Gymnophionen, Ammocoetes und Myxinoiden kann man von keiner eigentlichen Conjunctiva sprechen.

2) Ueber das Durchwandern von Leukocyten durch das Conjunctival-Epithel vergl. das Lymphsystem.

Bei Sauriern und Cheloniern entwickeln sich zwischen den tiefsten Lagen des Coriums der Lider weitmaschige Lymphräume.

Chamaeleonten besitzen ringförmige, in der Mitte von einem pupillenartigen Loch durchbohrte Augenlider. Bei Schlangen und Ascalaboten verwächst das untere Augenlid mit dem oberen zu einer vor dem Auge liegenden, durchsichtigen Haut („Brille"), welche bei der Häutung des Thieres mit abgestossen, also immer wieder erneuert wird (Fig. 327 *OA*, *UA*).

Erst bei Säugethieren sind die Augenlider durch deutliche Falten von der übrigen Haut abgesetzt, ferner zeichnen sie sich in ihren äusseren Bedeckungen, was auch bei Cheloniern schon beobachtet wird, durch besondere Zartheit und Weichheit aus. In ihrem Inneren entwickelt sich eine fibröse, knorpelharte, schüssel- oder halbmondförmige Einlage, der sogenannte Lidknorpel (Tarsus) (Fig. 328, *T*). Die an den freien Lidrändern sitzenden Haare (*H*, *H*) dienen als weiteres Schutzmittel für das Auge; sie fehlen nur ausnahmsweise, wie z. B. bei Cetaceen.

Auch bei Vögeln (Strauss, Geier etc.) finden sich entsprechende, durch dünne, pinselartige Federchen repräsentirte Gebilde, doch gibt es auch Arten mit nackten, wimperlosen Lidern (Papageien u. a.).

Die Bewegung der Augenlider geschieht bei Säugethieren durch zwei oder drei Muskeln; der eine davon, welcher in die Gruppe der mimischen Muskeln (Facialis-Gebiet) gehört und der auch bei Sauriern, Cheloniern und Vögeln vorkommt, läuft unter der Haut der Lider rings um die Lidspalte herum und ist der Schliesser derselben, ein eigentlicher Sphincter. Daneben existirt in weitester Verbreitung ein Levator palpebrae superioris und dazu kommt als dritter der als Depressor palpebrae inferioris wirkende Musculus malaris externus (bei Hufthieren). Bei Reptilien und Vögeln nimmt sowohl der Levator als der weit stärkere Depressor in der Tiefe der Augenhöhle seinen Ursprung und beide sind gewissermaassen als Theile einer gemeinsamen Muskelmasse aufzufassen (Leuckart) (vergl. pag. 431, 432).

Zu dem oberen und unteren Augenlid kommt nun fast bei allen landlebenden Wirbelthieren, sowie unter den Fischen bei Selachiern, noch eine Art von drittem Augenlid, das man mit dem Namen der **Nickhaut (Membrana nictitans)** bezeichnet. Dieselbe hat ihrer Genese nach mit der äusseren Haut nichts zu schaffen, sondern ist nur eine Duplicatur der Conjunctiva. Bei Vögeln und Anuren ist sie am stattlichsten entwickelt und kann hier die ganze Aussenfläche des Bulbus oculi überspannen. Hier wie überhaupt bei der Mehrzahl der unterhalb der Säugethiere stehenden Wirbelthiere liegt sie an der unteren Circumferenz des Auges, hinter dem unteren Augenlid oder auch, wie bei Reptilien, am vorderen (inneren) Augenwinkel und kann, wie ich oben schon gezeigt habe, mittelst eines sehr verschiedenen Mechanismus über die vordere Bulbusfläche hingeschoben werden. Dabei dient sie nicht nur als Schutzapparat und zur Reinigung der letzteren, sondern tritt auch noch functionell ein für das noch starre, obere und das meistens nur wenig bewegliche untere Augenlid.

Bei den Säugethieren geht die Nickhaut, die, was auch schon bei Lacertiliern beobachtet wird, constant eine sehr verschieden

gestaltete, knorpelige Einlagerung besitzt, vom inneren Augenwinkel aus. Beim Menschen und den Affen ist sie, in Uebereinstimmung mit dem Mangel eines Retractor bulbi, auf die Plica semilunaris (Caruncula lacrimalis) reducirt; während aber die Affen stets noch eine, wenn auch kleine Spur des Nickhautknorpels besitzen, kommt letzterer beim Menschen, wenigstens bei der weissen Rasse, nur sehr ausnahmsweise vor.

Die Plica semilunaris ist bei der caucasischen Rasse nur $1\frac{1}{2}$—2 Mill. breit, bei dem malaiischen Volksstamm der Orang-Sakai aber soll sie eine Breite von 5—$5\frac{1}{2}$ Mill. besitzen.

c) Drüsen.

Die Drüsen zerfallen in drei Abtheilungen: 1) in die **Thränendrüse** (Glandula lacrimalis 2) in die **Harder'sche- oder Nickhautdrüse** (Glandula Harderiana) und 3) in die **Meibom-schen Drüsen**.

Alle drei dienen dazu, die freiliegende Bulbusfläche feucht zu halten und eindringende Fremdkörper fortzuschwemmen.

Bei Fischen scheint das äussere Medium dieser Aufgabe in ausreichendem Maasse zu genügen, allein schon bei dem ersten Versuch der Wirbelthiere, das Leben im Wasser mit einem terrestrischen zu vertauschen, war auch der erste Anstoss für die Entwicklung von secretorischen Apparaten im Bereiche des Auges gegeben.

So sehen wir schon bei Urodelen ein der ganzen Länge des unteren Augenlides folgendes, vom Conjunctivalepithel aus sich bildendes Drüsenorgan auftreten, und indem letzteres in der Gegend des vorderen und hinteren Augenwinkels an Ausdehnung gewinnt und die ursprüngliche Verbindungsbrücke zwischen beiden allmählig schwindet, gehen bei

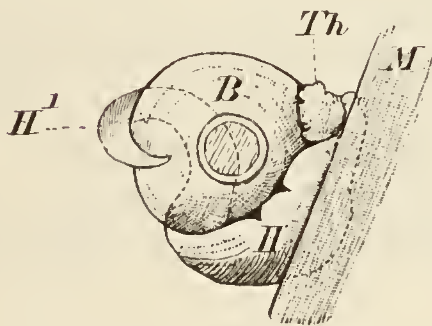


Fig. 329.

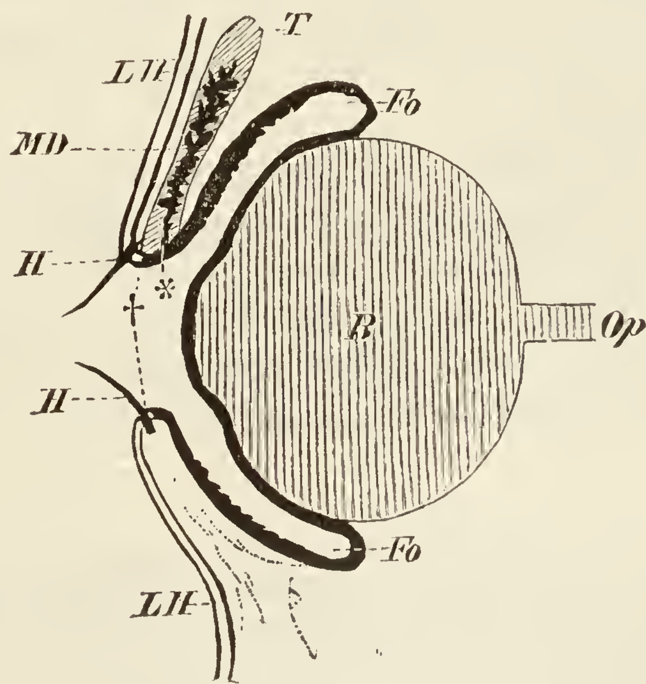


Fig. 330.

Fig. 329. Harder'sche Drüse (*H*, *H*¹) und Thränendrüse (*Th*) von Anguis fragilis. *M* Kaumuskeln, *B* Bulbus oculi.

Fig. 330. Senkrechter Durchschnitt durch das Säugethierauge, schematische Darstellung. *Op* N. opticus, *B* Bulbus oculi, *Fo*, *Fo* Fornix Conjunctivae, *LH*, *LH* Aeussere Haut der Augenlider, welche sich am freien Lidrand bei † † in die Conjunctiva umschlägt, *T* Tarsus mit eingelagerter Meibom'schen Drüse (*MD*), welche bei * ausmündet, *HH* Wimperhaare.

Reptilien[1]) zwei Drüsen daraus hervor, wovon sich jede in ganz bestimmter histologisch-physiologischer Richtung weiter differenzirt (Sardemann). Aus der einen wird die stets am vorderen Augenwinkel liegende, den Bulbus median- und ventralwärts mehr oder weniger weit umgreifende **Harder'sche-**, aus der andern die **Thränendrüse** (Fig 329, *HH*[1], *Th*). Letztere behält ihre ursprüngliche Lage am hinteren Augenwinkel zeitlebens bei, ja bleibt sogar noch bis zu den Vögeln hinauf im Bereiche des unteren Augenlides und zugleich im Gebiet des II. Trigeminus liegen. Bei den Säugern macht sich bei ihr mehr und mehr das Bestreben geltend, in mehrere Portionen zu zerfallen und in den Bereich des oberen Augenlides einzurücken, so dass hier die Ausführungsgänge (Fig. 331 **) in den oberen Conjunctivalsack ausmünden. Gleichwohl finden sich auch hier noch bis zu den Primaten hinauf mehr oder weniger Ausmündungsstellen im unteren Conjunctivalsack und weisen so auf die ursprüngliche Lage der Thränendrüse zurück.

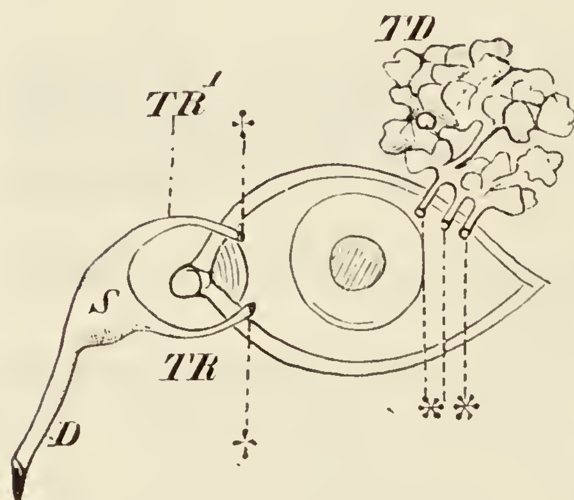


Fig. 331. Schematische Darstellung des Thränen-Apparates eines Säugethiers. *TD* Thränendrüse, in mehrere Portionen zerfallen, ** Ausführungsgänge derselben, †† Puncta lacrimalia, *TR*, *TR*[1] Thränenröhrchen, *S* Thränensack, *D* Ductus naso-lacrimalis.

Das Secret ergiesst sich in der Regel durch mehrere Oeffnungen in den Conjunctivalsack und würde sich hier ansammeln, wenn es nicht durch den Lidschlag in der Richtung gegen den inneren Augenwinkel fortgeschafft würde. Dort, dicht vor der Caruncula lacrimalis, am Rande des oberen und unteren Augenlides, liegen die, oft auf kleinen Papillen sitzenden Puncta lacrimalia, welche hie und da, wie z. B. bei Nagern, Sauriern und Vögeln, schlitzartig gespalten sein können. Von diesen erstrecken sich quer gegen die Nasenwurzel herüber kurze Gänge, welche in den sogenannten Thränensack einmünden (Fig. 331, *TR*, *TR*[1]).

Von hier aus gelangt dann die Thränenflüssigkeit in den schon beim Geruchsorgan in genetischer und anatomischer Beziehung ausführlich geschilderten Ductus naso-lacrimalis (Fig. 331, *D*), welcher bei Säugern unter der Concha inferior in die Nasenhöhle mündet.

Eine wohl differenzirte Harder'sche Drüse findet sich von den ungeschwänzten Amphibien an in guter Entwicklung durch die

---

1) Von geradezu monströser Entwicklung sind die Thränendrüsen der Seeschildkröten (Chelonia). Nach Born mündet bei Ophidiern die Harder'sche Drüse in das Augenende des Thränenganges ein und sendet ihr Secret durch letzteren Gang, der bei dieser Reptilienordnung jede Beziehung zur Nasenhöhle verloren hat und nach secundären Umbildungen direct in den Rachen mündet, in die Mundhöhle. Die Glandula Harderiana fungirt also hier gewissermaassen als Speicheldrüse und der Name Thränennasengang ist nicht correct.

Beim Kaninchen, Schwein und Schaf beginnt die Thränenleitung nur mit einem Thränencanälchen, bei den übrigen Säugern, wie beim Menschen, mit zwei (Walzberg).

Beim Elephanten, der nach Blainville eine erbsengrosse Thränendrüse besitzt, ferner bei Schildkröten, Seehunden und den Cetaceen wird der Leitungsapparat ganz vermisst.

ganze Thierreihe hindurch bis zu den Säugethieren hinauf, übertrifft dabei in der Regel die Thränendrüse an Umfang und hält sich immer strenge an die Nickhaut. Unter den Säugern fehlt sie nur den Affen und dem Menschen[1]).

Die zu der Gruppe der Talgdrüsen gehörenden Meibom'schen Drüsen sind auf die Säugethiere[2]) beschränkt und liegen hier als baumförmig verästelte Schläuche oder traubenförmige Massen in die Substanz des oberen Augenlides eingebettet. Sie sind stets einschichtig, münden am freien Lidrand aus und produciren ein fettiges Secret.

Beim Kameel werden sie durch eine ausserordentlich entwickelte Talgdrüse der Caruncula lacrimalis ersetzt.

Allen darauf von M. Weber untersuchten Cetaceen kommt eine innerhalb des M. palpebralis liegende Harder'sche Drüse zu, an welche sich eine Anzahl kleinerer Drüsen anschliesst, die, fast einen ganz geschlossenen Kranz bildend, im Fornix conjunctivae, hauptsächlich des oberen Lides ausmünden und die in genetischer Beziehung zur Harderschen Drüse zu stellen sind. Von einer Thränendrüse, die, nach Lutra und den Pinnipedia zu urtheilen, auswärts von M. palbebralis liegen müsste, findet sich bei den Cetaceen keine Spur und ebenso fehlen Thränenpunkte und Thränenröhrchen; die Nickhaut ist ganz rudimentär. Ausser dem System der Harder'schen Drüse findet sich nun noch bei Cetaceen ein unter der Conjunctiva palpepralis liegendes, geschlossenes Drüsenstratum, das bei Balaenoptera eine Dicke von 4 Centimeter erreicht und das in der Säugethier-Reihe in dieser Form wohl einzig dasteht („Conjunctival-Drüsen“) (Rapp, M. Weber).

So steht also das Cetaceen-Auge unter dem Einfluss eines doppelten mächtigen Drüsen-Apparates, welcher, in Anbetracht der Rigidität der Lider in topographischer Beziehung nicht besser hätte angeordnet sein können, um die freie Bulbusfläche stets mit einem zähen, öligen Secret zu berieseln und sie so vor dem Wassereinfluss und vor andern Schädlichkeiten zu schützen. Bei Phoca ist eine kleine Thränendrüse vorhanden, thränenleitende Organe fehlen aber und dies gilt auch für Hippopotamus, wo neben einer sehr grossen Harder'schen auch eine viel kleinere, echte Thränendrüse vorhanden ist. Aehnlich verhält es sich bei Lutra vulgaris (M. Weber).

Gehörorgan.

Ich habe schon bei der Einleitung in die Anatomie der Kopfnerven darauf hingewiesen, dass das Gehörorgan ebenso wie das Geruchs- und Geschmacksorgan in seiner Stammesentwicklung aus einem

1) Ob sie ausnahmsweise auch noch beim Menschen vorkommt, erscheint nicht sicher ausgemacht. Man hat nemlich eine kleine, traubenförmige, in die Caruncula lacrimalis eingebettete Drüse so gedeutet (Giacomini), es ist aber wahrscheinlicher, dass man es dabei mit einem Homologon jenes Drüsenpaketes zu schaffen hat, welches bei der Mehrzahl der grösseren Säugethiere neben der eigentlichen Harder'schen Drüse im inneren Augenwinkel vorhanden ist.

2) Nur den Cetaceen scheinen sie zu fehlen.

modificirten **Hautsinnesorgan** („Nervenhügel", Kiemensinnes- oder Seitenorgan) hervorgegangen ist. Die Urform ist hier wie dort eine vom Ektoderm aus sich bildende und später sich abschnürende Einsenkung mit einer Auskleidung von länglichen, borstentragenden **Sinnesepithelien** (Hörzellen) und indifferenten **Stützzellen.**

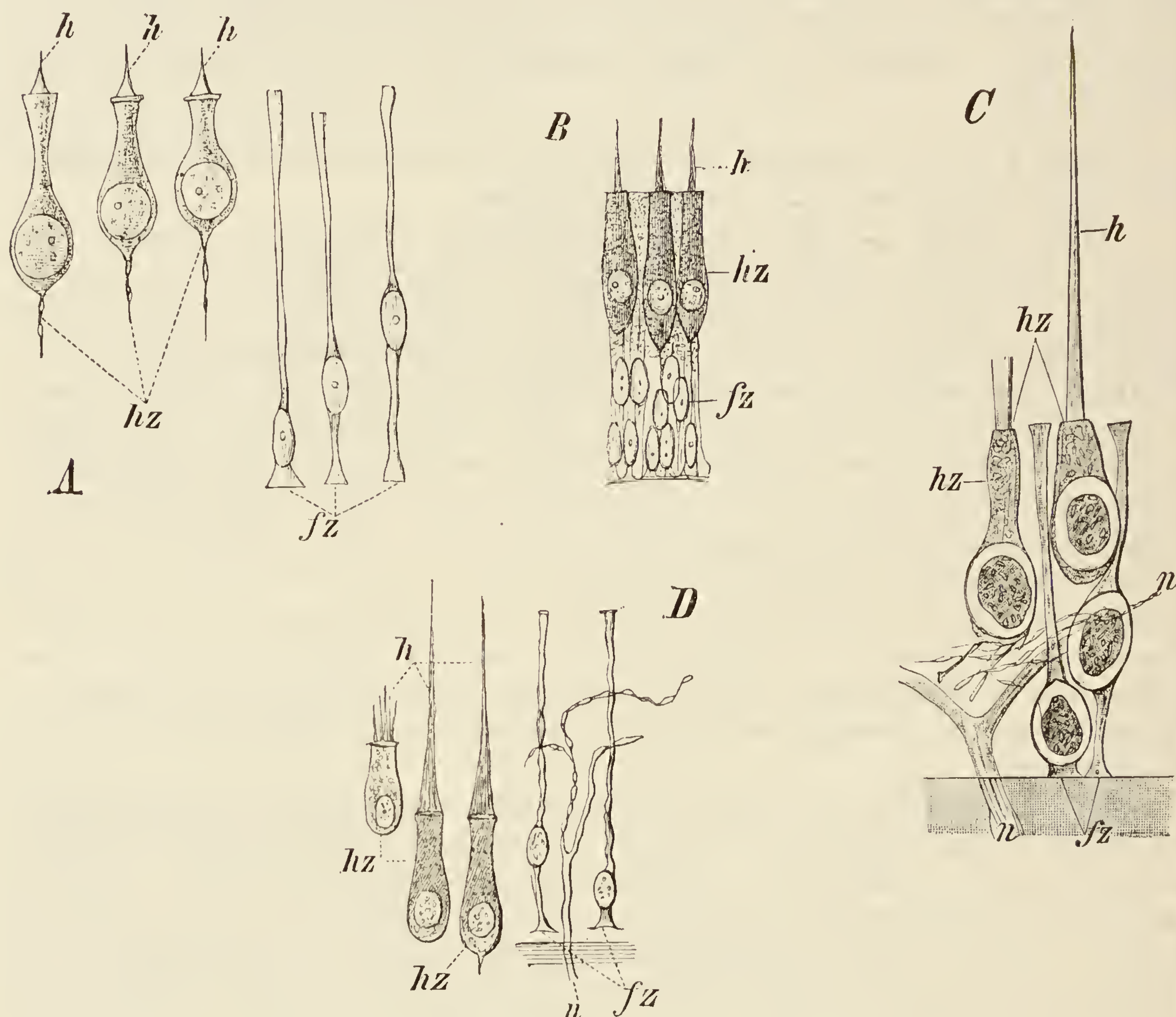


Fig. 332. Isolirte Elemente aus dem häutigen Gehörorgan. Nach G. Retzius. *A* aus der Macula acustica communis von Myxine glutinosa, *B* aus der Macula acustica neglecta von Raja clavata, *C* aus der Crista acustica einer Ampulle von Siredon mexicanus, *D* aus der Crista acustica der vorderen Ampulle von Rana esculenta.

hz Haarzellen, welche an ihrem freien Ende das Haar *h'* tragen, *fz* Fadenzellen, *n*, *n* Nerv, in Theilung begriffen. Auf der linken Seite von *D* ist das Haar abgebrochen und in seine einzelnen Fasern aufgelöst.

Letztere besitzen eine schlanke, bandartige Form und werden deshalb auch als Fadenzellen (Fig. 332, *fz*) bezeichnet; erstere dagegen sind birnförmig (Fig. 332, *hz*) und werden des auf ihrem freien Ende sitzenden Haares wegen auch Haarzellen genannt. Nur die Haarzellen stehen mit feinsten Nervenenden (Fig. 332, *n*, *n*) in Verbindung und werden von ihnen schalenartig umgeben. Der einwirkende Reiz wirkt zunächst auf das Haar, welches wieder aus einzelnen feinsten, parallel gerichteten Fäserchen bestehend zu denken ist. Wenn auch in der Form dieser beiden Zellenarten durch die ganze Thierreihe hindurch eine ziemliche Constanz herrscht, so bestehen doch gewisse Unterschiede der an den verschiedensten Punkten des häutigen

Gehörorgans vorkommenden Neuroepithelien und ich werde später etwas näher darauf eingehen.

Um die Erforschung des Gehörorgans haben sich vor Allem C. Hasse und G. Retzius verdient gemacht. Dank ihren Arbeiten bildet es nun eines der bestgekannten Capitel der vergleichenden Anatomie und auch der folgenden Darstellung liegen die Resultate jener Studien zu Grunde.

Wie die andern höheren Sinnesorgane, so liegt auch das Gehörorgan der Wirbelthiere stets im Bereiche des Kopfes und zwar zwischen der Trigeminus- und Vagusgruppe. Beim Fötus zeigt sich die erste Anlage rechts und links vom Nachhirn (Fig. 333 *LB*), und nachdem sich, wie oben schon angedeutet, das Bläschen jederseits vom Ektoderm abgeschnürt und sich mit dem vom Gehirn auswachsenden N. acusticus verbunden hat, rückt es bald tiefer in das mesodermale Gewebe des Schädels herein, verliert dann seine ursprüngliche birnförmige oder rundliche Form und theilt sich in zwei Abschnitte, die man als **Utriculus** (Sacculus ellipticus) und **Sacculus** (Sacculus sphaericus s. rotundus) bezeichnet und die anfangs durch eine sehr weite Communicationsöffnung (Canalis utriculo-saccularis (Fig. 334, *cus*) mit einander in Verbindung stehen (Fig. 334, *u*, *s*). Aus ersterem, welcher die Pars superior des häutigen Gehörorgans darstellt, differenziren sich die sogen. **halbcirkelförmigen Canäle** oder **Bogengänge**, aus letzterem, welcher einer Pars inferior entspricht, der schlauchförmige, stets an der medialen Seite emporsteigende **Reces-**

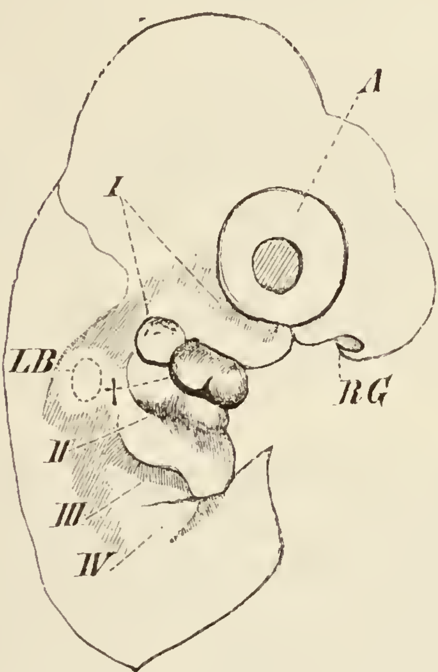


Fig. 333.

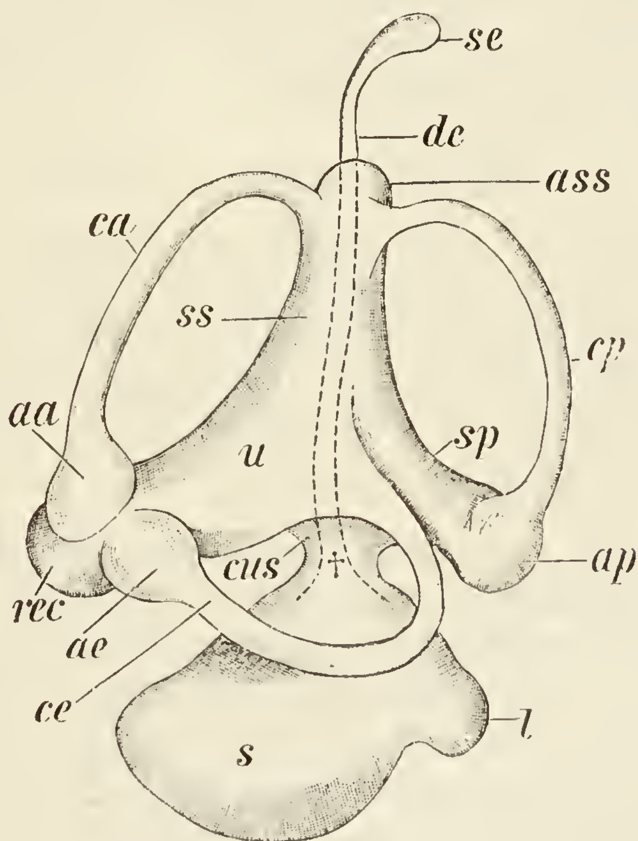


Fig. 334.

Fig. 333. Vorderer Körperabschnitt eines Hühnchen-Embryos. Theilweise nach Moldenhauer. *RG* Primitive Riechgrube, *A* Auge, *I–IV* erster bis vierter Kiemenbogen, † Stelle, wo sich der äussere Gehörgang zu bilden anfängt, *LB* Labyrinthbläschen (Primitives Gehörbläschen) durch die Körperdecken durschschimmernd.

Fig. 334. Halbschematische Darstellung des häutigen Gehör-Organes (Labyrinthes) der Wirbelthiere. Von aussen gesehen.

u Utriculus, *rec* Recessus utriculi, *sp* Sinus posterior utriculi, *s* Sacculus, *l* Recessus sacculi (lagena), *cus* Canalis utriculo-saccularis, *de*, *se* Ductus und Saccus endolymphaticus, wovon der erstere bei † aus dem Sacculus entspringt, *ss* Sinus utriculi superior, *ass* Apex sinus utriculi superioris, *ca*, *ce*, *cp* Canalis semicircularis anterior, externus und posterior, *aa*, *ae*, *ap* die zu diesen Canälen in Beziehung stehenden Ampullen.

sus vestibuli (Aquaeductus vestibuli s. Ductus und Saccus endolymphaticus) und die **Schnecke (Cochlea)** (Fig. 334, *ca*, *ce*, *cp*, *de*, *l*).

Dieser ganze, sehr complicirte Apparat stellt das häutige Gehörorgan oder das **häutige Labyrinth** dar. Dieses wird, wie gleich des Näheren ausgeführt werden soll, erst secundär von mesodermalem Gewebe umwachsen resp. durchwachsen, und zwar handelt es sich anfangs zwischen beiden um eine unmittelbare Berührung, später aber bildet sich zwischen ihnen eine, die innersten Mesodermschichten betreffende Resorptionszone aus.

Dadurch entsteht ein Hohlraum, welcher das häutige Labyrinth formell ebenso genau repetirt, wie dies von Seiten des später verknorpelnden oder verknöchernden, peripher davon gelegenen Mesodermgewebes geschieht. In Folge dessen kann man ein **häutiges** und ein **knöchernes** (knorpeliges) **Labyrinth** und zwischen beiden einen von lymphartiger Flüssigkeit erfüllten Hohlraum (**Cavum perilymphaticum**) unterscheiden. Der ebenfalls ein Fluidum enthaltende Binnenraum des häutigen Labyrinthes wird **Cavum endolymphaticum** genannt.

Die Ausbildung des häutigen Labyrinthes geschieht bei Teleostiern folgendermassen.

Das das primitive Gehörbläschen umgebende Gewebe wuchert gegen die Wand desselben heran und erzeugt dadurch in das Lumen vorspringende Wülste. Indem sich nun die gegenüberliegenden endlich treffen, und mit einander verwachsen, entstehen drei Spangen oder Balken. Die zwischen den letzteren ausgesparten Räume entsprechen den Anlagen der Hauptabschnitte des Labyrinthes (Bogengänge einer-, Utriculus und Sacculus andrerseits).

Jene Wülste entstehen mittelst einer basalen Ausscheidung der Epithelien, und erst später wird diese „Basalmasse" durch Knorpel, welcher von aussen hereinwuchert, ersetzt. Die einwuchernden Knorpelzellen stammen aus der nächsten Umgebung der Chorda dorsalis.

Der Ductus endolymphaticus entsteht erst ganz zuletzt, wenn sich fast alle übrigen Theile des Labyrinthes differenzirt haben.

Um nun noch einmal auf die Bogengänge zurückzukommen, so sind sie, abgesehen von den Cyclostomen, stets in der Dreizahl vorhanden und liegen immer in rechtwinklig zu einander stehenden Ebenen. Man unterscheidet einen vorderen (sagittalen), hinteren (frontalen) und äusseren (horizontalen) Bogengang. Der erstere, sowie der letztere (Fig. 334, *ca*, *ce*) entspringt mit blasenförmiger Erweiterung, in Form einer sogen. Ampulle (*aa*, *ae*) an demjenigen Theil des Utriculus, welchen man als Recessus utriculi (*rec*) bezeichnet. Auch der hintere Bogengang (Fig. 334, *cp*) entsteht mit einer Ampulle (*ap*) vom Utriculus.

Was nun die anderen Enden der Bogengänge anbelangt, so mündet dasjenige des horizontalen mit trichterartiger Erweiterung (Fig. 334 ×) selbständig in den Utriculus ein, diejenigen des hinteren und vorderen Ganges dagegen fliessen in eine gemeinschaftliche, mit dem Utriculus in offener Communication stehende Röhre, in die sogen. Bogencommissur (Sinus utriculi superior) zusammen (Fig. 334, *ss*).

Was endlich die Vertheilung der Zweige des **N. acusticus**, be-

ziehungsweise den Sitz der Sinnesepithelien [1]) betrifft, so kommen dabei folgende Punkte des häutigen Labyrinthes in Frage: 1) Die drei Ampullen der Bogengänge, wo die Hörzellen auf leistenartig ins Lumen vorspringenden Prominenzen (Cristae acusticae) [2]) sitzen; 2) Der Utriculus, wo sich eine grosse „Macula acustica“ findet, welche sich in den Recessus utriculi, sowie in den Sacculus, beziehungsweise in die von letzterem ausgehende Schneckenanlage, d. h. in den Recessus cochleae (lagena) fortsetzt. Dazu kommt endlich noch die von G. Retzius entdeckte Macula acustica neglecta. Bei Fischen, Vögeln und Reptilien liegt sie am Boden des Utriculus, dicht neben dem Canalis utriculo-saccularis, bei Amphibien dagegen hat sie ihre Lage an der Innenseite des Sacculus. Bei Säugethieren und dem Menschen unterliegt sie einer allmäligen Reduction, beziehungsweise einem vollständigen Schwund. Ursprünglich unter sich in Zusammenhang stehend, lösen sich die verschiedenen Abtheilungen der Sinnesplatte, d. h. der Macula acustica, später von einander los und stellen schon von den Teleostiern an selbständige Maculae acusticae dar [3]).

An den Maculae acusticae, mit Ausnahme der Macula neglecta, sind die Hörhaare verhältnissmässig kurz und stecken in eigenthümlichen Deckmembranen, welche mehr oder weniger mit Otolithenkrystallen oder auch mit harten Concretionen (Teleostier) versehen sind. In den Cristae acusticae sind die Haare viel länger (Fig. 332, **C**, **D**, und Fig. 335) und ragen weit ins Lumen der Ampulle herein. Sie stecken in keinen eigentlichen Deckmembranen und was man früher als solche unter dem Namen der „Cupula terminalis“ beschrieben hat, ist kein präformirtes Gebilde, sondern durch die Präparation entstanden.

Je höher wir nun in der Wirbelthierreihe emporsteigen, einen desto grösseren Antheil sehen wir das Mesoderm an der Bildung des Gehörorganes gewinnen. Anfangs, d. h. bei Fischen, noch dicht unter den äusseren Schädeldecken gelegen, und so für die theils durch die Kiemendeckel-Schilder fortgeleiteten, theils durch die Kiemenhöhle resp. das Spritzloch eindringenden Schallwellen sehr gut zugänglich, sehen wir es später immer weiter von der Oberfläche ab- und in die Tiefe rücken. Daraus entspringt mit Nothwendigkeit die Schaffung neuer Wege, welche die Zuleitung der Schallwellen ermöglichen. Kurz es kommt zu einem, von der Oberfläche nach der Tiefe führenden Canalsystem, nämlich zu dem sogen. **äusseren Gehörgang**, zu einer unter dem Namen der **Paukenhöhle (Cavum tympani)** bekannten, von den **Ossicula auditiva** eingenommenen erweiterten Partie, sowie endlich zu

---

1) Im Bereich der verschiedenen Nervenendplatten finden sich bei sämmtlichen Wirbelthieren und auch bei vielen Wirbellosen Concretionen von vorwiegend kohlensaurem Kalk. Diese sogen. **Otolithen** oder Gehörsteinchen zeigen die mannigfachsten Form- und Grössenverhältnisse. Ich werde später noch darauf zurückkommen.

2) Die Cristae acusticae entstehen in Form von ovalen Epithelwülsten schon im primitiven Gehörbläschen, ehe von den Bogengängen auch nur eine Spur vorhanden ist. Sie kommen also erst secundär in die Ampullen zu liegen (v. Noorden).

3) Von allen Theilen der Pars superior des häutigen Labyrinthes wird einzig und allein die Ampulle des hinteren Bogenganges von einem Zweig des Nervus cochlearis versorgt, alle übrigen vom Nervus vestibularis.

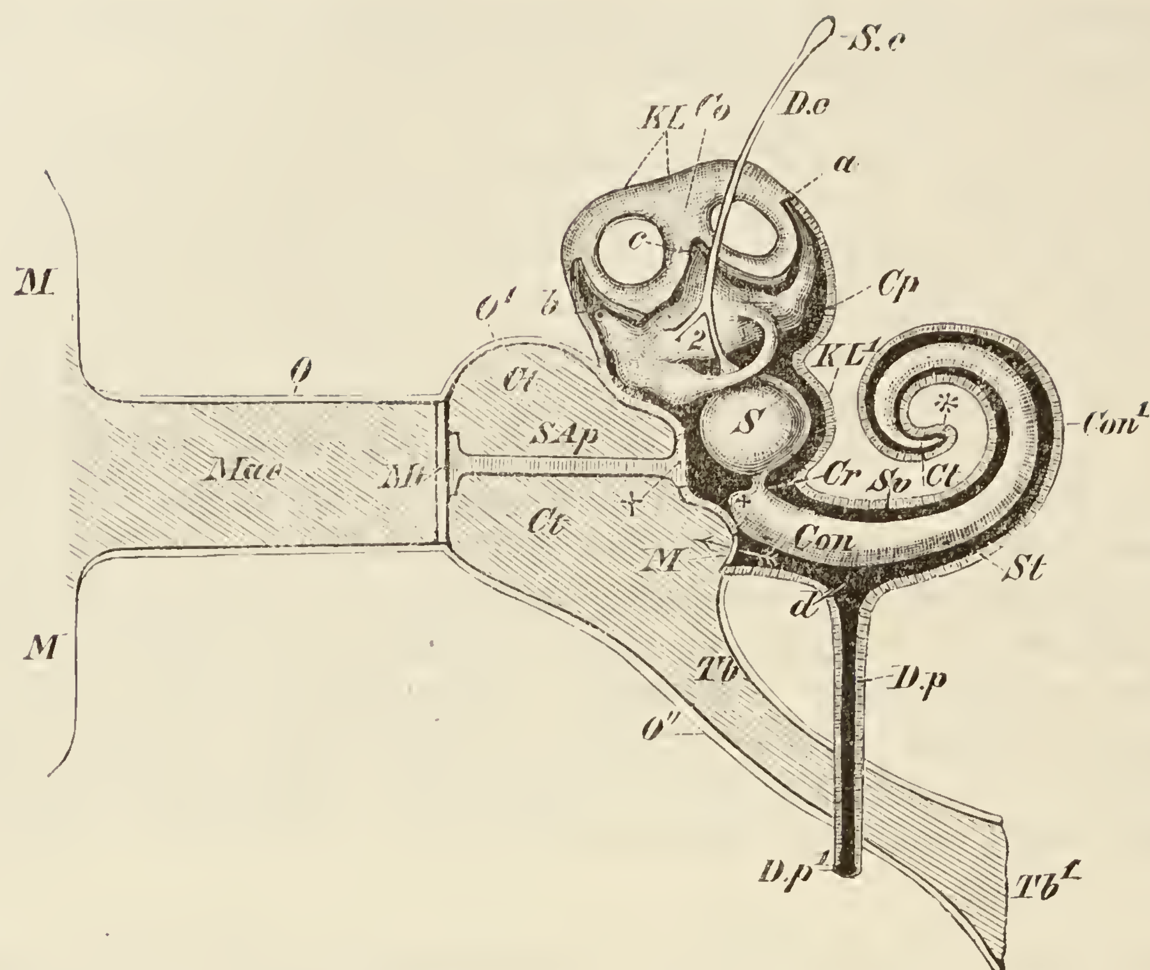


Fig. 335. Schematische Darstellung des gesammten Gehör-Organs vom Menschen. Aeusseres Ohr: *M*, *M* Ohrmuschel, *Mae* Meatus auditorius externus, *O* Wand desselben, *Mt* Membrana tympani. Mittelohr: *Ct*, *Ct* Cavum tympani, O^1 Wand desselben, *SAp* Schallleitender Apparat, welcher an Stelle der Ossicula auditiva nur als stabförmiger Körper eingezeichnet ist. Die Stelle † entspricht der Steigbügelplatte, welche das ovale Fenster verschliesst, *M* Membrana tympani secundaria, welche die Fenestra rotunda verschliesst, *Tb* Tuba Eustachii, Tb^1 ihre Einmündung in den Rachen, *O''* ihre Wand. Inneres Ohr mit zum grössten Theil abgesprengtem, knöchernem Labyrinth (*KL*, *KL'*), *S* Sacculus, *a*, *b* die beiden verticalen Bogengänge, wovon der eine (*b*) durchschnitten ist, *c*, *Co* Commissur der Bogengänge des häutigen und knöchernen Labyrinths, *S.e*, *D.e* Saccus und Ductus endolymphaticus, wovon sich der letztere bei 2 in zwei Schenkel spaltet, *Cp* Cavum perilymphaticum, *Cr* Canalis reuniens, *Con* häutige Schnecke, die bei † den Vorhofsblindsack erzeugt, Con^1 knöcherne Schnecke, *Sv* und *St* Scala vestibuli und Scala tympani, welche bei * an der Cupula terminalis (*Ct*) in einander übergehen, *D.p* Ductus perilymphaticus, welcher bei *d* aus der Scala tympani entspringt und bei $D.p^1$ ausmündet. Der horizontale Bogengang ist mit keiner besonderen Bezeichnung versehen, doch ist er leicht zu erkennen.

einer röhrenartigen Verbindung der letzteren mit dem Rachen (**Ohrtrompete, Tuba Eustachii**) Dieses ganze Canalsystem, das auf der Grenze zwischen äusserem Gehörgang und Paukenhöhle durch eine schwingungsfähige Membran, das **Trommelfell,** in zwei Abschnitte, einen äusseren und inneren, zerlegt wird, liegt an Stelle der in embryonaler Zeit vorhandenen ersten Kiemenspalte oder, was dasselbe besagen will, an Stelle des bei manchen Fischen vorhandenen Spritzloches. Von den Reptilien und Vögeln an finden sich auch schon die ersten Andeutungen einer **Ohrmuschel,** doch kommt letztere erst bei Säugern zur vollen Entfaltung (Fig. 335).

Fische.

a) Myxinoiden.

Entsprechend der niederen Organisationsstufe dieser Fische dürfen wir hier auch eine primitive Stufe des Gehörorgans erwarten. Diese

Erwartung bestätigt sich nun auch bis zu einem gewissen Grade, obgleich schon eine Differenzirung desselben eingetreten ist und wir andrerseits immerhin die Möglichkeit im Auge behalten müssen, dass wir in den Myxinoiden eine in regressiver Metamorphose begriffene Thierform zu erblicken haben.

Das Gehörbläschen ist nämlich durchbrochen, woraus eine Ringform resultirt, an der man eine untere, dickere und eine obere, schlankere Partie unterscheiden kann (Fig. 336).

Erstere wollen wir mit Saccus oder Sacculus, letztere mit Canalis communis bezeichnen (Fig. 336 *sc, cc*). Wie dieser Canal, welcher mit zwei ampullenartigen Erweiterungen (*aa, ap*) aus dem Sack entspringt, entstanden und welchem der drei Bogengänge der höheren Vertebraten er gleichzusetzen sei, dies zu entscheiden, ist Aufgabe der Entwicklungsgeschichte der Myxinoiden, welche bis jetzt immer noch als Desiderat zu betrachten ist. Ihrer Lage nach entsprechen die beiden Ampullen der vorderen und hinteren Ampulle der höheren Wirbelthiere, von einer dritten Ampulle ist bei Myxinoiden keine Spur nachzuweisen.

Der Acusticus tritt mit zwei Aesten, einem Ramus posterior und anterior (*rp, ra*) an den Sacculus heran und verzweigt sich erstens auf einer auf dessen Grund liegender Macula acustica communis (*mc*) und zweitens auf zwei in den beiden Ampullen befindlichen, leistenartigen Vorsprüngen, den Cristae acusticae (*cra*, *crp*). Letztere

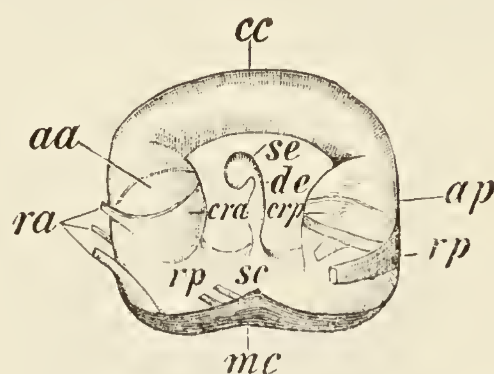


Fig. 336. Häutiges Gehörorgan von Myxine glutinosa, von innen. Nach G. Retzius.

sc Saccus communis, *aa* Ampulla anterior, *ap* Ampulla posterior, *cc* Canalis communis, *de* Ductus endolymphaticus, *se* Saccus endolymphaticus, *mc* Macula acustica communis, *cra* Crista acustica amp. anter., *crp* Crista acustica amp. poster., *ra* Ramus anterior N. acustici, *rp* Ramus posterior N. acustici.

weichen von den gleichnamigen Bildungen, welche sich in den reichlich vascularisirten Ampullen sämmtlicher Wirbelthiere finden, principiell nicht ab. Stets handelt es sich um eine auf dem Boden der Ampulle liegende Furche (Sulcus transversus), in deren Grund die Nervenfasern einstrahlen. Von dieser Furche aus springt die die Neuro-Epithelien tragende Crista ins Lumen der Ampulle vor. Zwischen den Haarzellen liegen, wie wir bereits wissen, sogenannte Fadenzellen, d. h. eigentliche Epithelzellen (Isolations-Zellen) (Fig. 332, **A**).

Ausser den bereits geschilderten Gebilden begegnen wir auch noch dem, alle Wirbelthiere characterisirenden Ductus und Saccus endolymphaticus (Fig. 336, *de*, *se*). Wir werden diesem Gebilde, dessen hohe morphologische und physiologische Bedeutung uns erst durch C. Hasse erschlossen worden ist, später noch eine zusammenhängende, auf sämmtliche Wirbelthiergruppen sich erstreckende Betrachtung zu widmen haben und so können wir vor der Hand von einer Schilderung desselben absehen.

b) Petromyzonten.

Obgleich ihrer ganzen Organisation nach höher stehend, als die Myxinoiden, zeigen die Neunaugen im Bau ihres Gehörorgans doch zum Theil ursprünglichere Verhältnisse, als jene.

Wir finden nämlich das Innere des hier rundlich gestalteten, aber mit höckerigen Ausbuchtungen versehenen Gehörbläschens, abgesehen von den specifischen Sinneszellen, wie bei Wirbellosen, von einem, mit ausserordentlich starken Cilien ausgerüsteten Wimperepithel ausgekleidet (Ecker). Andrerseits aber ist eine höhere Differenzirung der einzelnen Theile nicht zu verkennen. So begegnen wir z. B. einem gut ausgeprägten, durch eine mediane Furche in zwei symmetrische Abtheilungen zerfallenden Vestibulum (Fig. 337, *v*, *v*), welches den grössten Abschnitt des häutigen Labyrinthes darstellt, ferner zwei gut entwickelten Bogengängen, welche mit je einer Ampulle, von welchen jede wieder zwei seitliche Ausbuchtungen besitzt, vom Labyrinthbläschen entspringend, viel schärfer von letzterem abgesetzt sind, als bei Myxinoiden (Fig. 337, *sa*, *sa*). Dieselben entsprechen dem sogenannten sagittalen oder vorderen, sowie dem frontalen oder hinteren Bogengang der höheren Vertebraten. Ob gewisse Bildungen als Rudimente eines dritten Bogenganges zu deuten sind, kann bis jetzt nicht mit voller Sicherheit entschieden werden. Während sich nun aber die Bogengänge von den Selachiern an in mehr oder weniger weiten Schwung hoch vom Bläschen abheben und bedeutende Krümmungen zeigen, finden wir sie bei Neunaugen kürzer, gedrungener und dem Bläschen enge anliegend.

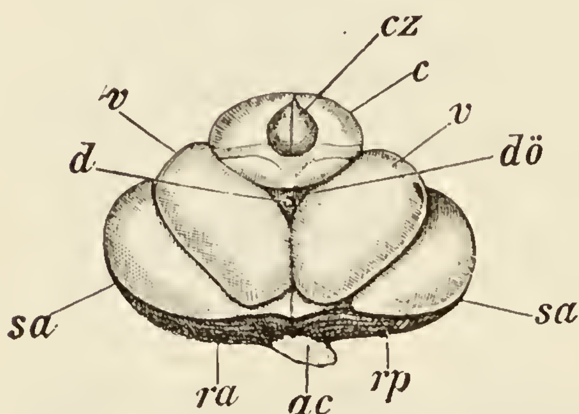


Fig. 337. Häutiges Gehörorgan von Petromyzon fluviatilis, von innen. Nach G. Retzius.

ac N. acusticus, *ra* Ramus anterior —, *rp* Ramus posterior desselben, *sa*, *sa* Seitenabtheilungen der Ampullae trifidae, *v*, *v* Vestibulum und besonders die medialen Partieen der beiden vestibularen Räume, *c* Commissur, *cz* spindelförmiger Zapfen in derselben, *d* dreieckige Partie unter der Commissur, *dö* kleine Oeffnung in derselben.

Dass jeder der beiden Bogen mit einer ampullenartigen Erweiterung vom Bläschen entspringt, habe ich oben schon erwähnt, es bleibt aber nun noch zu constatiren, dass die beiden andern Enden derselben sich nicht getrennt, jeder für sich in das Bläschen einsenken, sondern dass sie oberhalb desselben zusammenfliessen und so das bilden, was man als Bogencommissur (Sinus utriculi superior, G. Retzius) bezeichnet. Alle Wirbelthiere aufwärts von den Petromyzonten, mit Ausnahme gewisser Plagiostomen, besitzen diese Commissur, welche, abgesehen von den Ampullen, die einzige Communication zwischen den genannten Bogengängen und dem Labyrinthbläschen darstellt.

Letzteres erfährt nun bei den Neunaugen noch folgende weitere, zu den höheren Typen ganz allmählich hinführende, höhere Differenzirungen [1]). Im Bereich der vorderen Ampulle, die mehr Nervenfasern

1) Ich will jedoch damit keinen genetischen Zusammenhang zwischen dem Gehörorgan der Neunaugen und demjenigen der höheren Fische postuliren, bekenne mich viel-

erhält, als die hintere, bildet sich eine, mit einer Macula acustica versehene, durch einen besonderen Nervenstrang versorgte Ausstülpung, welche man mit Recessus utriculi bezeichnet.

Dazu kommen noch zwei weitere Aussackungen des früher einfachen Gehörbläschens, welche wahrscheinlich als ein Recessus sacculi und Recessus cochleae (lagena) zu deuten sind. In alle drei Aussackungen setzt sich die oben erwähnte Macula acustica continuirlich fort und heisst dann Macula acustica recessus utriculi, sacculi et cochleae (lagena)[1]).

c) Teleostier (Selachier und Ganoiden).

Auch hier legen sich zuerst der vordere und hintere Bogengang an, dazu kommt aber später noch ein dritter, den man als äusseren Bogengang bezeichnet. Diese Dreizahl der schlank sich erhebenden, den grössten Schwankungen nach Grösse und Krümmung unterliegenden, halbcirkelförmigen Canäle ist nun von hier an typisch für alle übrigen Wirbelthiere und ihre topographischen Beziehungen zu den drei Ebenen des Raumes bleiben stets dieselben, d. h. sie liegen, wie oben schon erwähnt, stets in rechtwinklig zu einander stehenden Ebenen (Fig. 338, *ca, cp, ce*).

Wie der vordere und der hintere Bogengang, so entspringt auch der äussere mit einer ampullenartigen Erweiterung vom Gehörbläschen und zwar in der Nähe der Ampulle des sagittalen Bogenganges, d. h. der vorderen Ampulle. Sein anderes Ende senkt sich mit trichterartiger Verbreiterung genau unterhalb der Bogencommissur in das Labyrinthsäckchen ein (Fig. 334, 338, *aa*, *ae*, *ap*).

Ein weiterer Fortschritt in dem Gehörorgan documentirt sich darin, dass jene drei Aussackungen des Gehörbläschens, der Recessus utriculi, sacculi und cochleae (lagena) eine grössere Selbständigkeit erreichen und derartige Lagebeziehungen zu einander eingehen, dass man von hier an bei allen Vertebraten von einer **Pars superior** und **inferior** des häutigen Labyrinths sprechen kann.

Jene besteht aus zwei in weitester Communication stehenden Röhren, welche unterhalb der Bogencommissur oder eigentlich zwischen ihr und der trichterartigen Einmündung des horizontalen Bogenganges (Fig. 334, 338, *u*, *sp*) zusammenstossen und so jenes Cavum zu Stande bringen, welches man speciell mit **Vestibulum** bezeichnet.

In die eine Röhre (Fig. 334, 338, *u*) mündet die Ampulle des äusseren und vorderen Bogenganges, sowie der Recessus utriculi, dessen weitere Fortbildung sie eigentlich darstellt (Fig. 334, 338, *ae*, *aa*, *rec*). Sie heisst deswegen Utriculus, die andere wurde von Hasse Verbindungsröhre der hinteren Ampulle, von Retzius Sinus utriculi posterior genannt.

Bei den Elasmobranchiern kann man drei verschiedene Typen des Gehörorgans unterscheiden, nämlich den Typus der Holocephalen, der

---

mehr vollkommen zu der Ansicht von G. Retzius, dass zwischen dem Gehörorgane beider eine grosse, nicht leicht auszufüllende Kluft besteht.

1) Ausser diesen Abschnitten des häutigen Gehörorgans finden sich noch zwei röhrenartige Bildungen, wovon die eine einem Ductus endolymphaticus entspricht, während die andere bis jetzt nicht zu deuten ist.

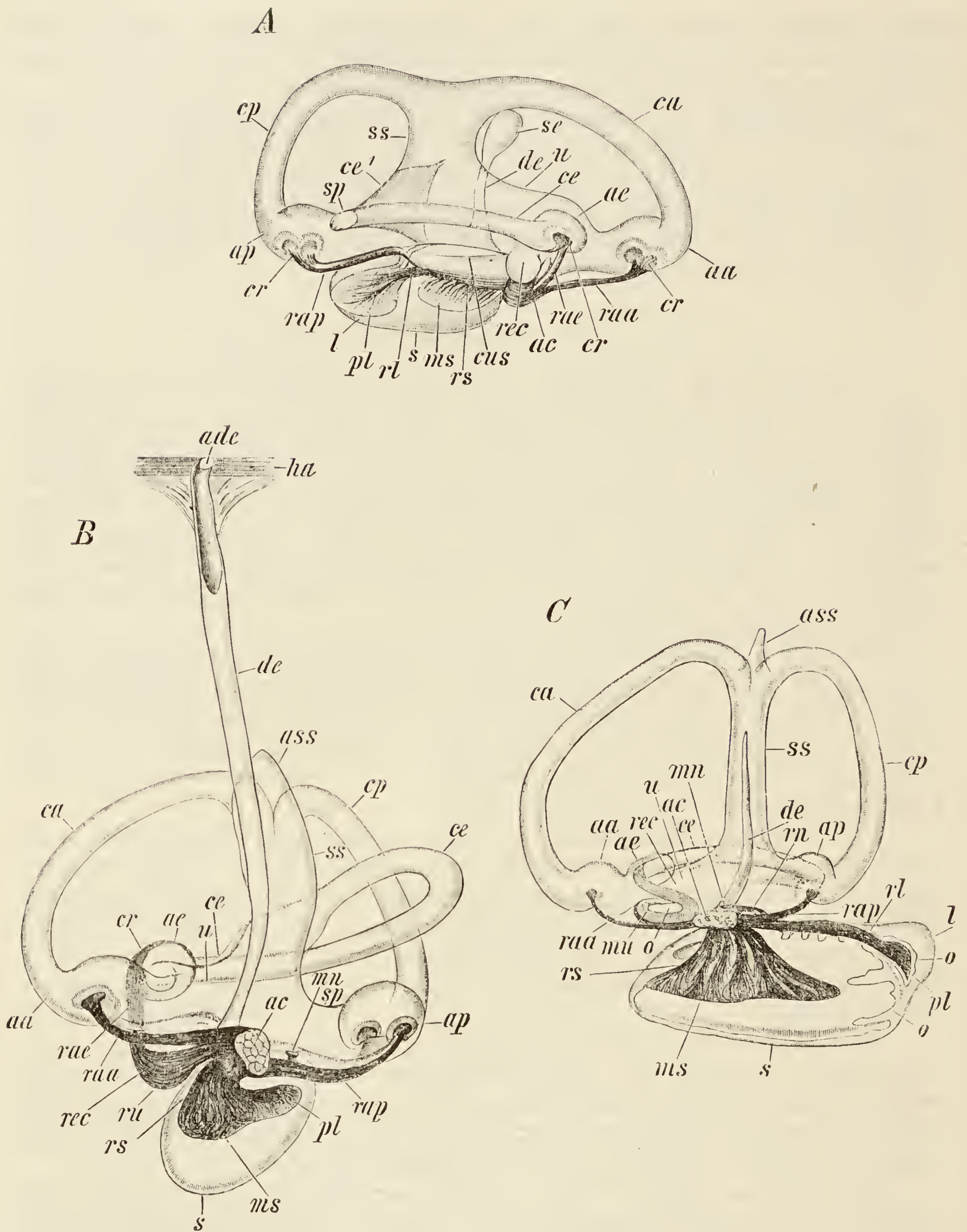


Fig. 338. Häutiges Gehörorgan der Fische. Nach G. Retzius.
A von Acipenser sturio, von aussen gesehen,
B von Chimaera monstrosa, von innen gesehen,
C von Perca fluviatilis, von innen gesehen.

u Utriculus, *ss* Sinus utric. superior, *sp* Sinus utriculi posterior, *ass* Apex sinus superioris, *rec* Recessus utriculi, *aa* Ampulla anterior, *ae* Ampulla externa, *ap* Ampulla posterior, *ca* Canalis anterior, *cp* Canalis posterior, *ce*, *ce* Canalis externus, *s* Sacculus, *cus* Canalis utriculo-saccularis, *de* Ductus endolymphaticus, welcher sich bei *ade* nach aussen durch die Haut *h* öffnet, *se* Saccus endolymphaticus, *l* Lagena cochleae, *mu* Macula acustica recessus utriculi, *cr* Crista acustica amp., *ms* Macula acustica sacculi, *mn* Macula ac. neglecta, *pl* Papilla acustica lagenae, *ac* N. acusticus, *raa* Ramulus ampullae anterioris, *rae* Ramulus ampullae externae, *rap* Ramulus ampullae posterioris, *ru* Ramulus recessus utriculi, *rs* Ramulus sacculi, *rl* Ramulus lagenae, *rn* Ramulus neglectus, *o* Otolithen (des Recessus utriculi, des Sacculus und der Lagena).

Haie und Rochen. Alle drei bilden Seitenlinien der von uns aufgestellten Grundform des Gehörorganes und zwar hat sich dasjenige der Rochen am meisten, das der Holocephalen am wenigsten davon entfernt (Fig. 338, **B**).

Bei diesen Abweichungen spielt die Abtrennung des Recessus utriculi vom Utriculus und der vorderen und äusseren Ampulle und dessen Communication mit dem Sacculus (Canalis recessu-saccularis) eine grosse Rolle. Bei Rochen stehen Utriculus und Sacculus nur indirect, nämlich mittelst eines Canalis recessu-saccularis und des Ductus utriculi in Verbindung. Während Chimära (Fig. 338, **B**) noch die gewöhnliche ungetheilte Bogen-Commissur besitzt, hat sich diese, sowie der Utriculus bei Haien und Rochen offenbar in zwei Röhren gespalten, wobei sich der vordere Theil mit dem vorderen und äusseren Bogengang und der hintere Theil mit dem hinteren Bogengang zu zwei von einander ganz getrennten Abtheilungen umgebildet haben; hierdurch hat der hintere Bogengang zusammen mit dem zugehörigen Theil des Utriculus die den Plagiostomen eigenthümliche „ringförmige" Gestalt angenommen. Diese Röhre hängt nun mit dem Sacculus mittelst des sogenannten Ductus canalis posterioris zusammen und die betreffende Oeffnung ist als das hinterste, abgeschnürte Ende des Ductus utriculo-saccularis der Chimären und der übrigen Fische zu betrachten. Dafür spricht die Lage der Macula acustica neglecta (G. Retzius).

Bei **Chimacra** ist noch keine Lagena differenzirt und ihre Papilla hängt noch mit der Macula ac. sacculi zusammen. Bei Haien und Rochen ist eine deutliche Lagena vorhanden und ihre Papilla ist bei den Rochen deutlicher von der Macula ac. sacculi getrennt. — Ueber den merkwürdigen Ductus endolymphaticus, welcher sich frei an der Schädelfläche öffnet (Fig. 338, **B**, *de*, *ade*), soll später berichtet werden.

Die Pars inferior des häutigen Labyrinths besteht aus dem Sacculus und der Lagena. Während beide mit einander in offener Communication stehen, bleibt das Lumen des weit nach vorne und hinten auswachsenden, äusserlich scharf vom Utriculus abgegrenzten Sacculus der Teleostier (Fig. 338, *s*) nur durch eine kleine Oeffnung (Canalis utriculo-saccularis) damit in Verbindung (Fig. 334, *cus*).

Die Stelle dieser Verbindung liegt genau da, wo die Bogengang-Commissur, der Utriculus und die Verbindungsröhre der hinteren Ampulle mit einander zusammenstossen, d. h. am Boden der Bogengang-Commissur [1]).

Jenes Gebilde, das ich als Recessus cochleae, Cochlea oder Lagena aufgeführt habe, ist die von C. Hasse zuerst bei Fischen nachgewiesene, erste Anlage der Schnecke, eines Gebildes, das hier nur einen mehr oder weniger deutlich abgesetzten, in Form und Grösse sehr variablen Appendix des Sacculus darstellt (Fig. 334, 338, *l*), das aber, je höher wir in der Thierreihe emporsteigen, immer mehr an Umfang und Bedeutung gewinnt.

Der Recessus utriculi sowohl als der Sacculus und die Lagena besitzen im Gegensatz zu den Neunaugen, wo noch

---

1) Diese Communicationsöffnung zwischen Utriculus und Sacculus wird von G. Retzius für einen grossen Theil der Teleostier, sowie für sämmtliche Knochenganoiden entschieden in Abrede gezogen.

alle maculae acusticae im Zusammenhang stehen, je eine getrennte Macula acustica (und dazu kommt die oben schon besprochene Macula neglecta), während in den Ampullen die uns längst bekannten Cristae acusticae ihren Sitz haben. Der Hörnerv

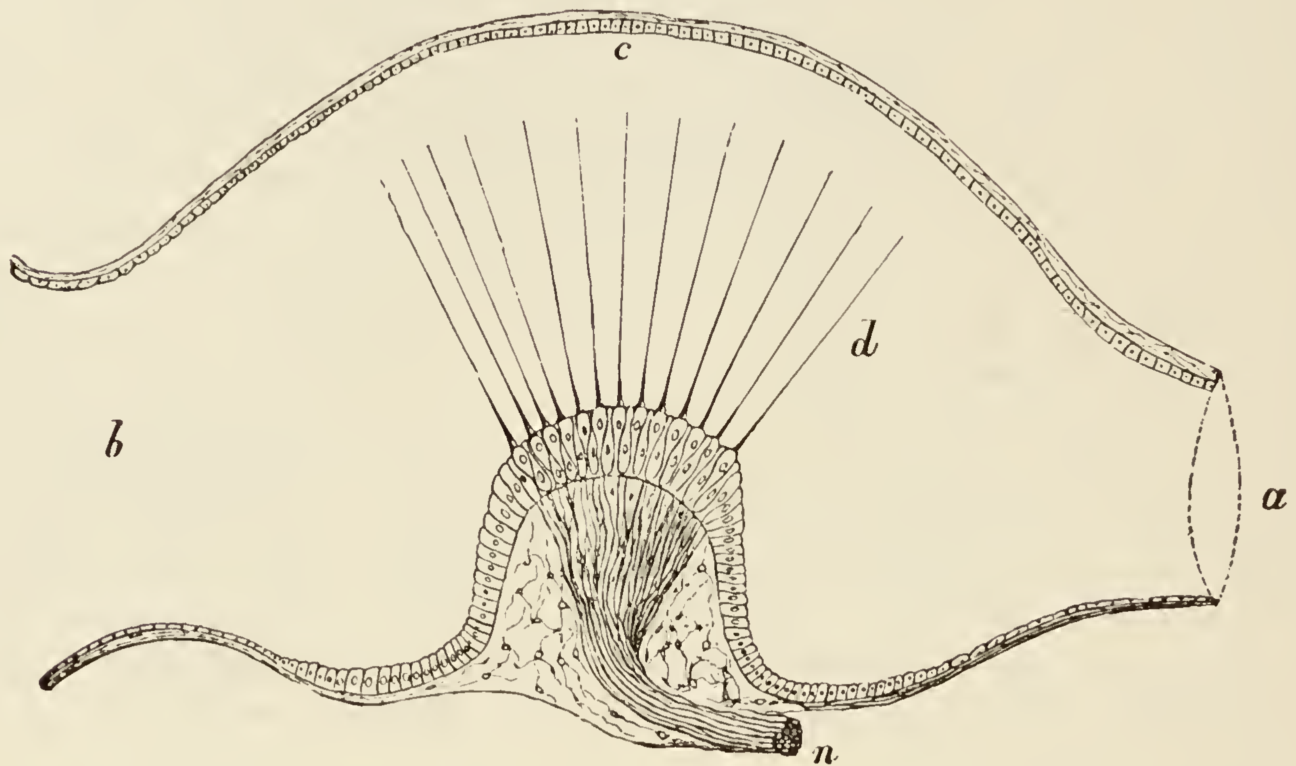


Fig. 339. Längsdurchschnitt einer Ampulle von Gobius, ohne Gewähr für die Form des Cristaepithels, nach Hensen. *n* Der Nerv, in das Bindegewebe der Crista eintretend, *a* Anhang des Canals, *b* Eintrittsstelle der Ampulle in den Alveus communis, *c* das etwas cylindrische Epithel an der freien Wand der Ampulle, *d* die Härchen.

der Knochenfische besitzt drei Aeste, der eine (Fig. 338, *raa*, *rae*, *ru*) geht zu den Ampullen des vorderen und äusseren Bogenganges und zum Utriculus, der zweite (*rap*) zur hinteren Ampulle, der dritte endlich (*rs, rl*) zum Sacculus und der Lagena. Dazu kommt noch der zur Macula neglecta ziehende Ramus neglectus (G. Retzius), welcher sich vom Ramus ampullae posterioris abzweigt (Fig. 338, *rn*).

So sehen wir in dem Gehörorgan der Teleostier und Ganoiden dasjenige aller höheren Vertebraten in seinen allgemeinen Grundzügen vorgezeichnet; überall begegnet uns, abgesehen von Grössen- und Formschwankungen einzelner Theile, wie namentlich der Bogengänge und des Sacculus, derselbe Grundplan, derselbe Zerfall in eine Pars superior und inferior etc. Was Neues hinzutritt, sind einestheils nur Modificationen beziehungsweise weitere Fortbildungen der uns schon bekannten Verhältnisse, anderntheils accessorische Gebilde, wie der schallleitende Apparat, das Auftreten eines Cavum tympani etc.

Aus diesem Grunde kann ich mich fernerhin kürzer fassen, indem ich nur die Abweichungen von dem uns jetzt schon bekannten Grundtypus hervorzuheben habe.

Eigentlich wäre hier der Platz, um die bei manchen Teleostiern vorkommenden, höchst merkwürdigen Beziehungen zwischen der Schwimmblase und dem Gehörorgan zu besprechen. Um aber das vom Gehörorgan zu entwerfende Bild in seinem einheitlichen Charakter nicht zu beeinträch-

tigen, ziehe ich vor, jene Schilderung erst in einem späteren Capitel folgen zu lassen [1]).

Amphibien.

Wenn sich die Amphibien auch im Bau ihres Gehörorgans aufs Engste an die Dipnoër und Fische (Ganoiden und Teleostier) anschliessen, so existiren doch gewisse unterscheidende Merkmale, die ich kurz besprechen will. In erster Linie interessirt uns die Schnecke, welche einen bedeutenden Fortschritt in ihrer Entwicklung erkennen lässt, und dies gilt vor Allem für die Anuren.

Abgesehen von den Perennibranchiaten und einem Theil der Derotremen, welche ausser der in der Lagena vorhandenen Papilla acustica keine weitere Nervenendstelle erkennen lassen und sich hierin also vollkommen den Fischen anschliessen, tritt eine solche von Menopoma und Siredon pisciformis an bei allen höheren **Urodelen** auf. Sie stellt die erste Anlage einer Papilla acustica basilaris cochleae dar (Fig. 340, *ppb*), welche jedoch noch nicht eine wirkliche Pars basilaris mit Knorpelrahmen, sondern nur eine in der Nähe des Canalis utriculo-saccularis, also noch innerhalb der Lagena liegende Nervenstelle, die von einem Seitenzweig (Ramulus basilaris) des Ramus lagenae (Fig. 340, 341, *rl*, *rb*) versorgt wird, repräsentirt. Ausserdem aber existirt noch bei sämmtlichen Urodelen an der medianwärts ausgebauchten Wand des Canalis utriculo-saccularis, oder auch unter-

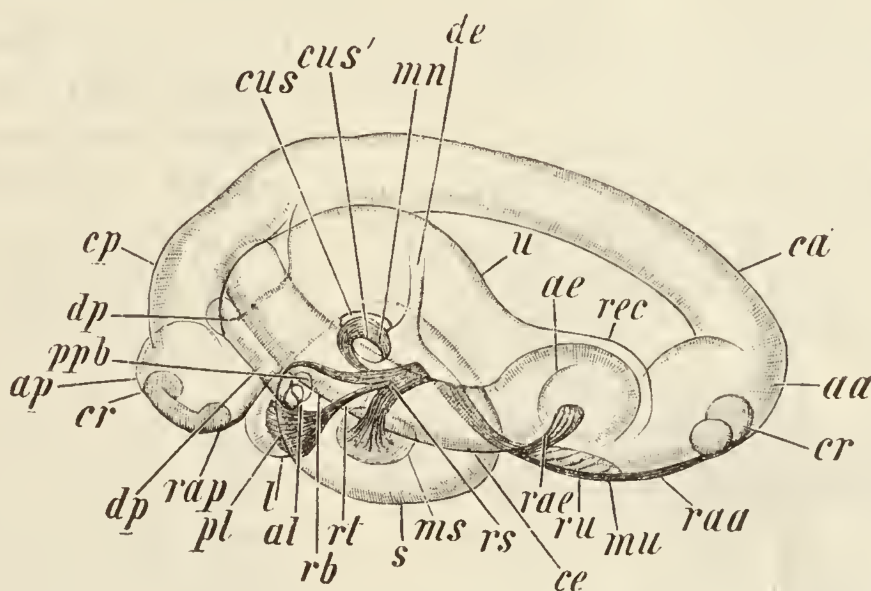


Fig 340. Gehörorgan von Salamandra maculosa, von aussen gesehen. Nach G. Retzius.

u Utriculus, *rec* Recessus utriculi, *aa* Ampulla anterior, *ae* Ampulla externa, *ap* Ampulla posterior, *ca* Canalis anterior, *ce* Canalis externus, *cp* Canalis posterior, *s* Sacculus, *de* Ductus endolymphaticus, *l* Lagena cochleae, *al* Apertura lagenae, *cus* Canalis utriculo-saccularis (obere Oeffnung), *cus*¹ Untere Oeffnung desselben Canales, *dp* Ductus perilymphaticus, *mu* Macula ac. recessus utriculi, *ms* Macula ac. sacculi, *cr* Cristae ac. der Ampullen, *mn* Macula ac. neglecta, *pl* Papilla ac. lagenae, *ppb* Papilla ac. basilaris, *ru* Ramulus rec. utriculi, *raa* Ramulus amp. anterioris, *rae* Ramulus amp. externae, *rap* Ramulus amp. posterioris, *rs* Ramulus sacculi, *rl* Ramulus lagenae, *rb* Ramulus basilaris.

---

1) Was das Gehörorgan der **Dipnoër** betrifft, so ist es im Allgemeinen nach dem Fischtypus gebaut und zwar zeigt es durch den Abschluss des grossen Recessus utriculi vom Utriculus und der Ampulle des sagittalen und horizontalen Bogenganges, sowie durch dessen Verbindung mit dem Sacculus die nächste Verwandtschaft mit dem der Selachier und besonders der Chimären (G. Retzius).

halb desselben (Triton), also in einer Seitenbucht des Sacculus, eine zweite Nervenstelle, welche der oben schon erwähnten Macula acustica neglecta der Fische entspricht. Sie darf nicht mit einer Pars initialis der Schnecke verwechselt werden, denn eine solche fehlt sämmtlichen Amphibien nicht minder, als allen Reptilien (G. Retzius). Die Lagena emancipirt sich bei Urodelen immer mehr von dem Lumen des Sacculus, mit welchem sie nur noch mittelst einer kleinen Oeffnung (Vorläufer des Canalis reuniens der höheren Vertebraten) in Communication steht.

Bei **Anuren** zeigt sich ein wesentlicher Fortschritt den Urodelen gegenüber dadurch angebahnt, dass es zur Herausbildung einer eigentlichen **Pars basilaris cochleae** kommt. Sie bildet eine kleine, eigenthümliche Ausbuchtung der hier sehr verdickten Wand der Cochlea (Fig. 341, *ppb*). An ihrer vorderen inneren Wand befindet sich eine rundliche Partie, welche sich wie ein Loch ausnimmt, welche aber von einer sehr dünnen Membran verschlossen wird. Diese wird von einer Art Knorpelrahmen umgeben und ist als Membrana basilaris im Sinne der höheren Wirbelthiere aufzufassen; sie tritt uns also bei ungeschwänzten Amphibien zum erstenmal entgegen.

Somit können wir im häutigen Gehörorgan der höheren Amphibien folgende Nervenendstellen unterscheiden: In der Pars superior: die Macula acustica recessus utriculi, die drei Cristae der Ampullen; in der Pars inferior: die Macula acustica sacculi, die Macula ac. neglecta, Papilla ac. lagenae cochleae und die Papilla ac. basilaris cochleae (Fig. 341).

Ueber den schallleitenden Apparat sowie über die Paukenhöhle und die Eustachische Röhre der Anuren werde ich später zu berichten haben.

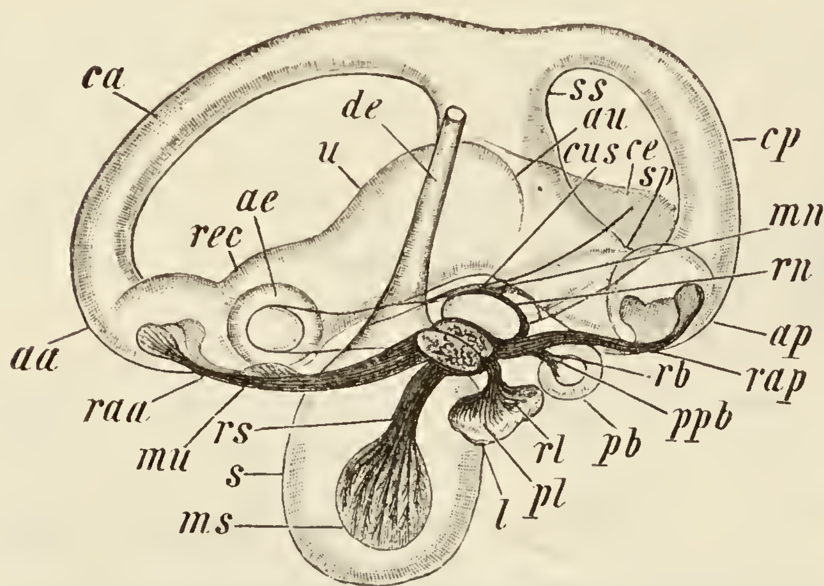


Fig. 341. Häutiges Gehörorgan von Rana esculenta, von innen. Nach G. Retzius. *u* Utriculus, *au* Apertura utriculi, *ss* Sinus utriculi superior, *sp* Sinus utriculi posterior, *rec* Recessus utriculi, *aa* Ampulla anterior, *ae* Ampulla externa, *ap* Ampulla posterior, *ca* Canalis anterior, *ce* Canalis externus, *cp* Canalis posterior, *s* Sacculus, *de* Ductus endolymphaticus, *l* lagena cochleae, *pb* Pars basilaris cochleae, *cus* Canalis utriculo-saccularis, *mu* Macula ac. recessus utriculi, *ms* Macula ac. sacculi, *mn* Macula ac. neglecta, *pl* Papilla ac. lagenae, *ppb* Papilla ac. basilaris, *raa* Ramulus amp. anterioris, *rap* Ramulus amp. posterioris, *rs* Ramulus sacculi, *rn* Ramulus neglectus, *rl* Ramulus lagenae, *rb* Ramulus basilaris.

Während bei Urodelen, wie namentlich bei Perennibranchiaten (Proteus, Menobranchus) und Derotremen, die Bogengänge niedergedrückt und ihre Krümmungen sehr flach erscheinen, erheben sie sich viel mehr bei Anuren (vergl. die Fig. 340 und 341). Die Bogengang-Commissur (*ss*) ist bei allen Amphibien sehr kurz und gedrungen; der Sacculus (*s*) dagegen erreicht bei Urodelen eine im Verhältniss zur Pars superior des Labyrinths so bedeutende

Grössenentwicklung und Rundung, wie dies bei Fischen nirgends der Fall ist; ich muss übrigens bemerken, dass derselbe bei Anuren zu Gunsten der Cochlearausbuchtung eine bedeutende Reduction erfährt.

Das membranöse Gehörorgan von **Siphonops annulatus** ist sehr eigenthümlich und unterscheidet sich von demjenigen aller übrigen Amphibien durch seinen rudimentären Character. Dennoch lassen sich auch hier alle wesentlichen Abtheilungen der Pars superior und inferior constatiren, was aber höchst auffallend ist: es findet sich nirgends, weder am Sacculus noch an der Lagena, noch im Recessus utriculi und in den Ampullen irgend eine Spur von wirklichen Nervenendstellen. Vom Nervus acusticus selbst ist möglicherweise eine rudimentäre Anlage vorhanden (G. Retzius) (vergl. pag. 370, 392).

Somit sind den Gymnophionen — denn dass sich die übrigen Vertreter dieser Ordnung ebenso verhalten wie Siphonops, kann kaum zweifelhaft sein — alle Gehörsempfindungen abzusprechen und ihr Gehör-Apparat ist gerade so wie das Auge in regressiver Metamorphose begriffen.

Reptilien und Vögel.

Auch hier, wo wir bei den Cheloniern in manchen Beziehungen Anschlüsse an das Gehörorgan der Urodelen treffen, beziehen sich die Hauptveränderungen auf die Schnecke und wir können hierbei eine regelmässige Fortentwicklung von den Cheloniern und Ophidiern bis zu den Sauriern und Crocodiliern constatiren. Bei den ersteren, wie oben schon angedeutet, noch auf sehr niederer Entwicklungsstufe stehend und nur eine taschenförmige Ausstülpung des Sacculus darstellend, wächst die Schnecke[1]) immer weiter canalartig aus (**Ductus cochlearis**) und erfährt schliesslich bei Crocodiliern und Vögeln eine Krümmung sowie eine schwache Spriraldrehung (Fig. 342, **B**, 343, 1). Hand in Hand damit geht eine immer schärfere Differenzirung der Membrana basilaris und der Papilla acustica basilaris (*ppb*). Beide strecken sich mehr und mehr in die Länge und zugleich ist eine **Scala tympani** und **vestibuli** schon deutlich angelegt (Fig. 342, **B**, *frt*).

Die Lagena stellt bei Crocodiliern und Vögeln nur noch ein taschenförmiges Anhängsel der Cochlea dar; gleichwohl aber erreicht die Papilla basilaris noch nicht den histologischen Bau des Corti'schen Organs der Säugethiere. Die obere vordere Wand hat sich zu einer Membrana Reissneri entwickelt. Der Sacculus ist viel kleiner geworden, als bei Cheloniern und Sauriern, und dies gilt am meisten für die Vögel. Eine minimale Macula neglecta persistirt bei Vögeln.

Bei den Sauriern trifft man die allerverschiedensten Typen des Gehörorganes; manche sind, was die Membrana basilaris betrifft, kaum

1) Bei Cheloniern ist eine Pars und Papilla basilaris nur undeutlich von der Lagena resp. von der Papilla lagenae abgesetzt; immerhin aber liegt hierin den Urodelen gegenüber eine höhere Stufe der Entwicklung, denn eine Membrana basilaris ist bei Cheloniern und Ophidiern vorhanden, und auf ihr sitzt die Papilla basilaris.

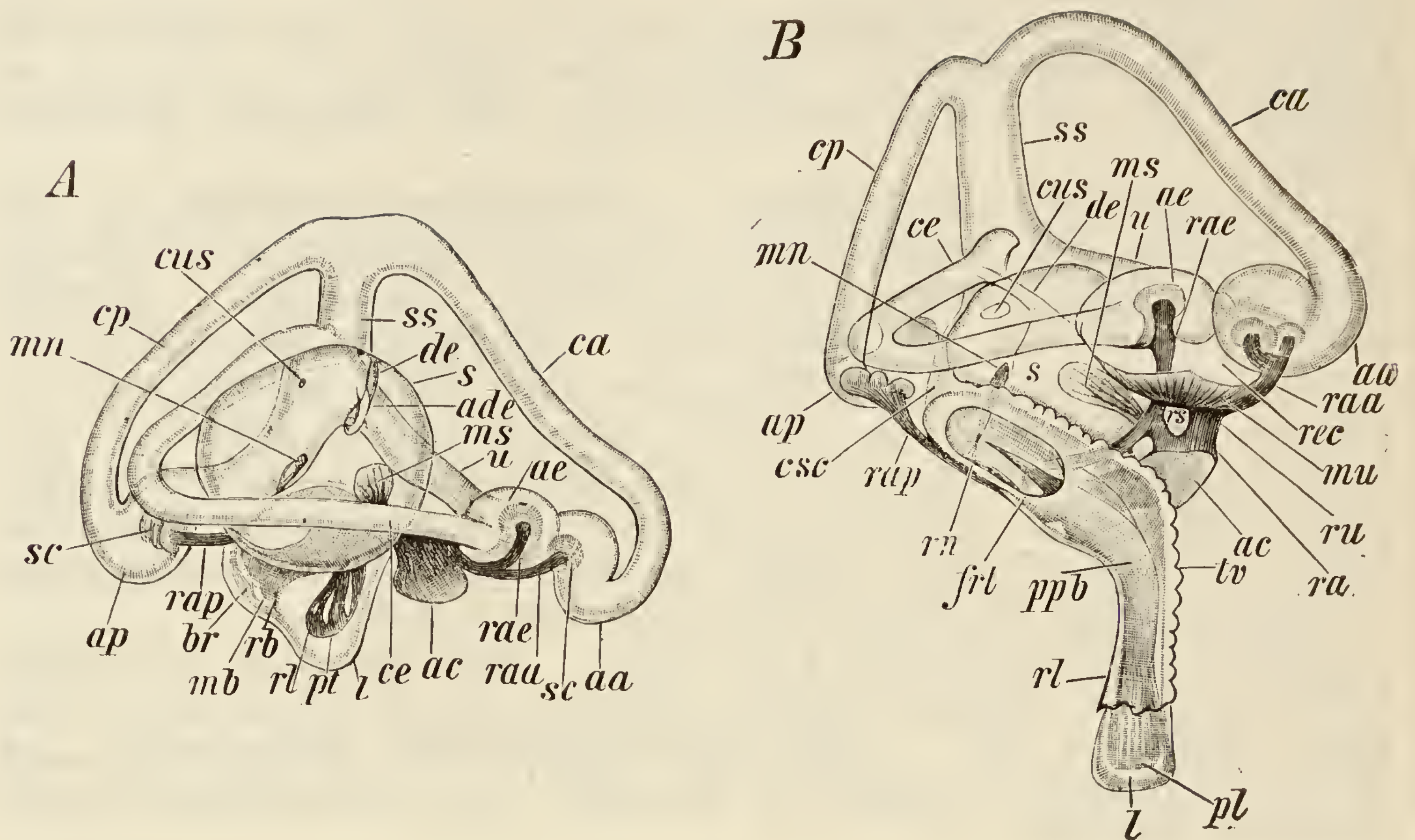


Fig. 342. *A* Häutiges Gehörorgan von Lacerta viridis, von aussen gesehen. *B* dasselbe von Alligator mississippiensis. Nach G. Retzius.

u Utriculus, *ss* Sinus utric. superior, *rec* Recessus utriculi, *aa* Ampulla anterior, *ae* Ampulla externa, *ap* Ampulla posterior, *ca* Canalis anterior, *ce* Canalis externus, *cp* Canalis posterior, *s* Sacculus. *de* Ductus endolymphaticus, *ade* Apertura ductus endolymph., *l* Lagena cochleae, *cus* Canalis utriculo-saccularis, *csc* Canalis sacculo-cochlearis, *frt* Foramen recessus scalae tympani, *tv* Tegementum vasculosum, *ms* Mac. ac. sacculi, *mn* Macula ac. neglecta, *mu* Macula ac. recessus utriculi, *pl* Papilla ac. lagenae, *ppb* Papilla ac. basilaris, *ac* N. acusticus, *ra* Ramus anterior desselben, *raa* Ramulus amp. anterioris, *rae* Ramulus amp. externae, *rap* Ramulus amp. posterioris, *ru* Ramulus recessus utriculi, *br* Ramulus basilaris, *rs* Ramulus sacculi, *rn* Ramulus neglectus, *rl* Ramulus lagenae, *sc* Septum cruciatum, *mb* Membrana basilaris.

höher entwickelt, als die Ophidier (Phrynosoma, Pseudopus, Anguis). Bei Iguana, die sich durch äusserst zierliche, schlanke und hochgeschwungene Bogengänge ausgezeichnet, ist schon ein Fortschritt gegen Lacerta und die übrigen höheren Saurier hin zu bemerken; die in zwei Abschnitte zerfallende Membrana basilaris ist mehr in die Länge gezogen und die Lagena mit ihrer Papille tritt mehr in den Hintergrund. Bei Acantias und Platydactylus sind diese Verhältnisse noch weiter gediehen und Plestiodon sowie Egernia endlich vermitteln durch ihre noch höhere Entwicklungsstufe eine Verbindung mit den Crocodiliern. So existirt also eine fortlaufende, ununterbrochene Entwicklungsreihe (Retzius).

Hatteria zeigt im Bau ihres Gehörorgans vieles Auffallende und Merkwürdige. In der Entwicklung der Pars und Papilla basilaris steht sie hinter den höheren Sauriern weit zurück; sie nimmt deshalb eine Sonderstellung ein und Aehnliches gilt auch für Chamaeleo.

Indem also die Schnecke dem Sacculus gegenüber eine immer grössere Selbständigkeit gewinnt, unterliegt der Sacculus selbst bei den verschiedenen Typen den allergrössten Form- und Grösseschwankungen (Fig. 342, 343, *s*). So ist er z. B. bei Vögeln in der Regel sehr klein, dagegen sehr voluminös bei Sauriern (Lacerta) (Fig. 342, A, *s*).

Die Communicationsöffnung zwischen Utriculus und Sacculus, d. h.

der Canalis utriculo-saccularis, besteht fort, doch erfährt sie eine immer grössere Beschränkung und dasselbe gilt auch für die Oeffnung zwischen Sacculus und Cochlea (Fig. 342, *csc*). Letztere kann sehr kurz oder zu einer Röhre ausgezogen sein (Canalis reuniens s. Canalis sacculo-cochlearis) und dies gilt insbesondere für die Vögel, welche durch die Crocodilier mit den Sauriern verbunden werden. Immerhin aber stellen sie im Bau ihres Gehörorgans einen einheitlichen Typus dar, der namentlich durch die besondere Anordnung des hoch geschwungenen vorderen und des hinteren Bogenganges (Fig. 343, *ca. cp*) und die umgekehrte Einmündung derselben in den Sinus superior (Bogen-Commissur) characterisirt ist.

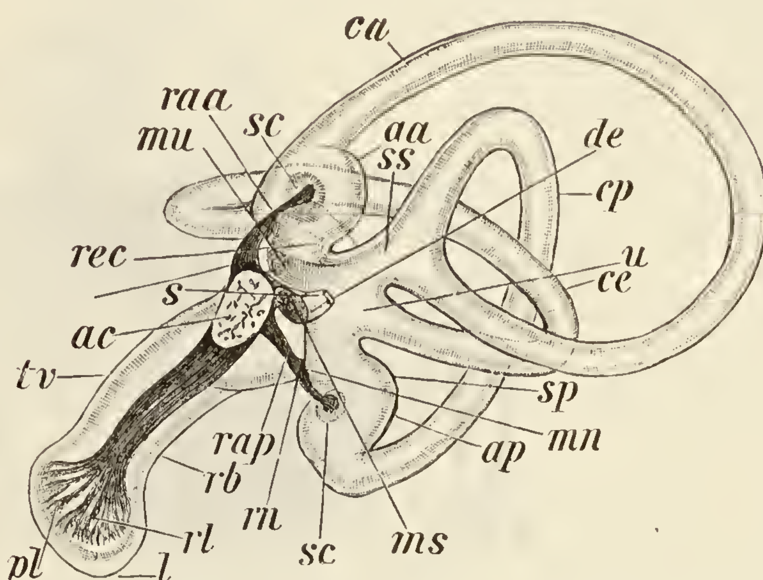


Fig. 343. Häutiges Gehörorgan von Turdus musicus, von innen gesehen, nach G. Retzius.

u Utriculus, *ss* Sinus utriculi superior, *sp* Sinus utriculi posterior, *rec* Recessus utriculi, *aa* Ampulla anterior, *ap* Ampulla posterior, *ca* Canalis anterior, *ce* Canalis externus, *cp* Canalis posterior, *s* Sacculus, *de* Ductus endolymphaticus, *l* Lagena cochleae, *tv* Tegmentum vasculosum, *mu* Macula ac. recessus utriculi, *ms* Macula ac. sacculi, *sc* Septum cruciatum, *mn* Macula ac. neglecta, *pl* Papilla ac. lagenae, *ac* N. acusticus, *raa* Ramulus amp. anterioris, *rap* Ramulus amp. posterioris, *rn* Ramulus neglectus, *rb* Ramulus basilaris, *rl* Ramulus lagenae.

Bei niederen Typen (Schwimmvögel) ist dies noch weniger ausgesprochen, als bei höheren und es wäre sehr interessant, dieses Verhältniss bei den Pinguinen und Struthionen festzustellen, insofern hier wichtige Anschlüsse an die Reptilien erwartet werden dürfen (Retzius).

Säuger. Der Anschluss an die Reptilien, oder besser vielleicht, an die Postreptilien vermitteln die Monotremen, deren Gehörorgan in Manchem demjenigen der Crocodilier und Vögel ähnelt. Gleichwohl ist über die Phylogenie des Säuger-Gehörorganes bis jetzt nichts Sicheres bekannt und weitere, ausgedehnte Studien sind nöthig. Die Schnecke erfährt hier ihre höchste Entwicklung, indem sie zu einem langen Rohr auswächst, das sich beim Menschen in beinahe 3, bei Säugethieren aber von $1\frac{1}{2}$ (Cetaceen) bis zu 4 und mehr Spiraltouren [1]) aufthürmt. In dieser Spiralwindung der Schnecke sowie in ihrem feineren histologischen Bau liegt das characteristischste Merkmal des Gehörorgans aller über den Marsupialiern stehenden Säugethiere.

Der Hörnerv bildet die Axe der Spirale (Eig. 344, *ac*). Entsprechend den starken Krümmungen der Schnecke erscheint auch die Papilla acustica oder, wie sie bei Säugern heisst, das **Corti'sche**

1) Das Kaninchen hat $2\frac{1}{2}$, der Ochse $3\frac{1}{2}$, das Schwein fast 4 und die Katze 3 Schneckenwindungen. Uebrigens schwankt die Schnecke nach Gestalt und Richtung bei einzelnen Typen sehr bedeutend und dies gilt auch für den Sacculus, sowie für alle Theile der Pars superior des häutigen Gehörorganes.

Organ[1]) weit in die Länge gezogen und die von ihm eingenommene Partie der häutigen Schneckenwand wird Basilarmembran, die gegenüberliegende Wand Membrana Reissneri genannt (Fig. 344, *mb*

Fig. 344. Häutiges Gehörorgan des Kaninchens, ***A*** von innen, ***B*** von aussen gesehen. Nach G. Retzius.

ss Sinus utriculi superior, *sp* Sinus utriculi posterior, *rec* Recessus utriculi, *aa* Ampulla anterior, *ae* Ampulla externa, *ap* Ampulla posterior, *ca* Canalis anterior, *ce* Canalis externus, *cp* Canalis posterior, *s* Sacculus, *sus* Sinus utricularis sacculi, *de* Ductus endolymphaticus, *cus* Canalis utriculo-saccularis, *csc* Canalis reuniens Henseni, *l* Lagena, *mu* Macula ac. rec. utriculi, *ms* Macula ac. sacculi, *ac* N. acusticus, *ra* Ramus anterior N. acustici, *ru* Ramulus rec. utriculi, *raa* Ramulus amp. anterioris, *rae* Ramulus amp. externae, *rap* Ramulus amp. posterioris, *rb* Ramulus basilaris, *f* N. facialis, *mb* Membrana basilaris, *lis* Ligamentum spirale.

---

1) Schon bei Ornithorhynchus ist die Papilla ac. basilaris zum wirklichen Corti'schen Organ geworden; die Papilla lagenae ist noch vorhanden. Wie es sich bei Monotremen und Marsupialiern mit der Macula neglecta verhält, ist bis jetzt nicht bekannt.

und Fig. 349, 351 bei *B* und *R*). Ich werde gleich noch einmal darauf zurückkommen.

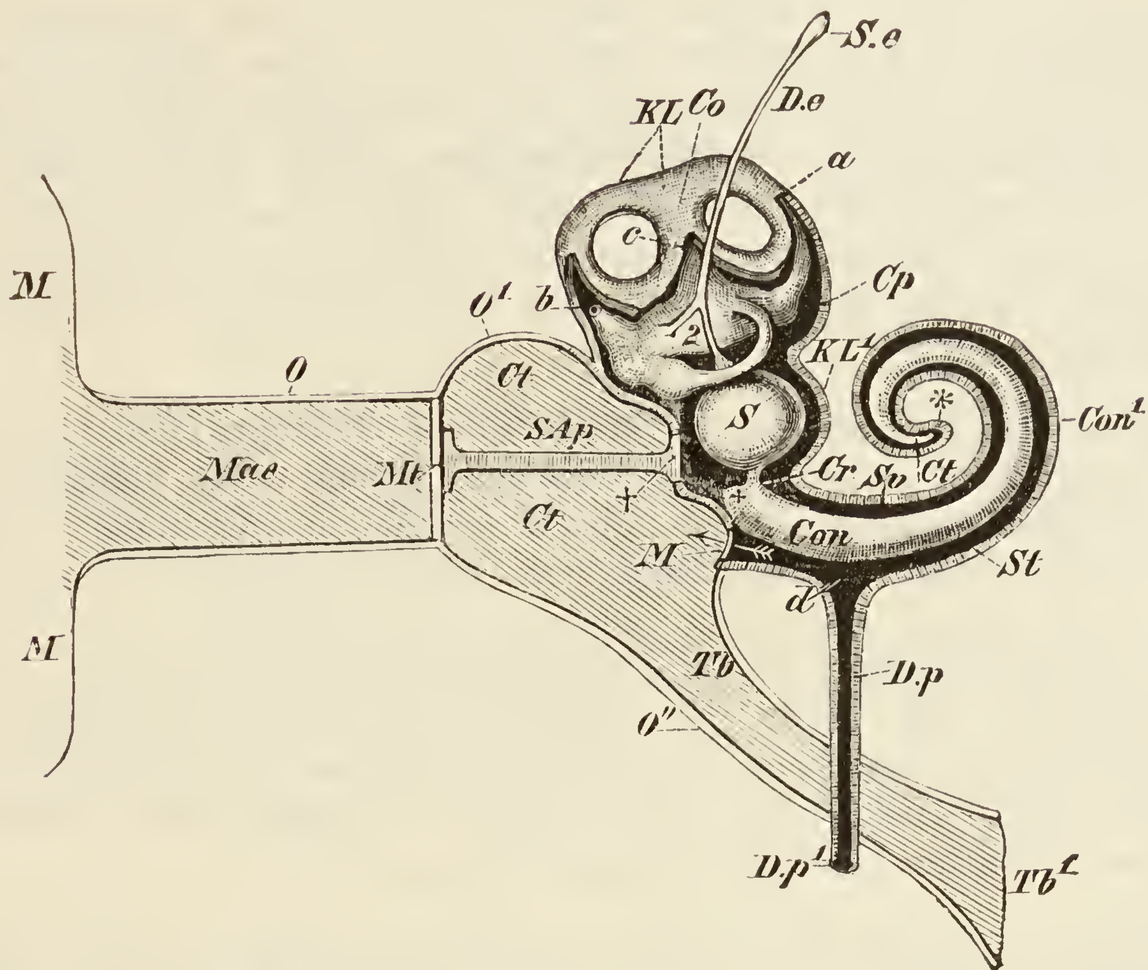


Fig. 345. Schematische Darstellung des gesammten Gehör-Organs vom Menschen. Aeusseres Ohr: *M*, *M* Ohrmuschel, *Mae* Meatus auditorius externus, *O* Wand desselben, *Mt* Membrana tympani. Mittelohr: *Ct*, *Ct* Cavum tympani, O^1 Wand desselben, *SAp* Schallleitender Apparat, welcher an Stelle der Ossicula auditiva nur als stabförmiger Körper eingezeichnet ist. Die Stelle † entspricht der Steigbügelplatte, welche das ovale Fenster verschliesst, *M* Membrana tympani secundaria, welche die Fenestra rotunda verschliesst, *Tb* Tuba Eustachii, Tb^1 ihre Einmündung in den Rachen, *O''* ihre Wand. Inneres Ohr mit zum grössten Theil abgesprengtem, knöchernem Labyrinth (*KL*, *KL'*), *S* Sacculus, *a*, *b* die beiden verticalen Bogengänge, wovon der eine (*b*) durchschnitten ist, *c*, *Co* Commissur der Bogengänge des häutigen und knöchernen Labyrinths, *S.e*, *D.e* Saccus und Ductus endolymphaticus, wovon sich der letztere bei 2 in zwei Schenkel spaltet, *Cp* Cavum perilymphaticum, *Cr* Canalis reuniens, *Con* häutige Schnecke, die bei † den Vorhofsblindsack erzeugt, Con^1 knöcherne Schnecke, *Sv* und *St* Scala vestibuli und Scala tympani, welche bei * an der Cupula terminalis (*Ct*) in einander übergehen, *D.p* Ductus perilymphaticus, welcher bei *d* aus der Scala tympani entspringt und bei $D.p^1$ ausmündet. Der horizontale Bogengang ist mit keiner besonderen Bezeichnung versehen, doch ist er leicht zu erkennen.

Die Communicationsöffnung zwischen der Pars superior und inferior des häutigen Gehörorgans, also zwischen Sacculus und Utriculus ist bei Säugern vollends ganz geschwunden und beide Theile stehen nur noch indirekt, nemlich durch den an seiner Einpflanzungsstelle in das häutige Labyrinth in zwei Aeste gespaltenen Ductus endolymphaticus in Verbindung. Der eine Ast senkt sich nemlich in den Utriculus, der andere in den Sacculus ein (Fig. 344, *cus*, *de* und Fig. 345, bei 2).

Bei der vorangegangenen und jetzt zu Ende geführten Betrachtung des häutigen Gehör-Organs sämmtlicher Hauptgruppen der Wirbelthiere habe ich gewisse Adnexa desselben, um den gleichmässigen Fluss der Darstellung nicht zu stören, nur vorübergehend erwähnt und will jetzt ihre genauere Schilderung nachträglich folgen lassen.

Otolithen.

Wie früher schon erwähnt, finden sich in dem häutigen Gehör-Organ sämmtlicher Wirbelthiere und auch in dem Gehör-Organ zahlreicher Wirbelloser Concretionen von vorwiegend kohlensaurem Kalk, die man **Otolithen** oder **Gehörsteinchen** nennt. Neben diesen anorganischen Bestandtheilen, welche etwa 74,5 — 77,5 % ihrer ganzen Masse betragen (Hensen), enthalten sie noch eine organische, schleimartige Masse, welche die oft staubartig feinen Elemente (Otokonie) sehr locker zusammenhält.

In Gestalt und Grösse bei verschiedenen Thiergruppen die mannigfachsten Variationen zeigend, ohne dass man irgend einen plausiblen Grund dafür anzuführen wüsste, stellen die Hörsteinchen bei Reptilien und Säugern meist kleine prismatische, an beiden Enden zugespitzte Krystalle dar, bei Amphibien dagegen sind sie grösser.

Selachier besitzen die mannigfaltigsten Otolithenformen; bald sind sie citronenförmig, bald stellen sie Kalkdrusen und zusammengeballte, maulbeerartige Klumpen oder auch viereckige, übereinander geschichtete Plättchen dar etc. etc. Die grössten und zugleich die massivsten, zuweilen porcellanartigen Otolithen finden sich bei Teleostiern.

Während wir ihnen bei Myxinoiden sowohl auf der Macula als auf den Cristae acusticae der Ampullen begegnen, fehlen sie an letztgenanntem Punkt allen andern Wirbelthieren, persistiren aber an der Macula recessus utriculi, sacculi und cochleae. Bei Säugern werden sie in der Schnecke vermisst[1]). Während sie bei Teleostiern eine zusammenhängende Kalkmasse darstellen, sind sie bei Plagiostomen gruppenweise angeordnet. Da wo Otolithenmassen vorkommen, füllen sie — und dies gilt namentlich für den Sacculus — den betreffenden Hohlraum nahezu aus, so dass nur wenig Platz für die Endolymphe übrig bleibt.

Sämmtliche Otolithen werden durch die Härchen der Neuro-Epithelien, welche eine verschiedene Länge besitzen und so wahrscheinlich abgestimmte Organe darstellen (Hensen), in der Endolymphe in suspenso erhalten und man kann eine Gruppe der ruhenden und der durch Cilien bewegten Otolithen unterscheiden (Hensen). Letztere finden sich bei zahlreichen Wirbellosen, unter den Wirbelthieren aber nur bei Fischen (Cyclostomen).

Während sich die grösseren Otolithen drehen und hin und her schwanken, zeigen die mikroskopisch kleinen Krystall-Elemente eine lebhafte Molecularbewegung, so z. B. bei Ascalaboten.

Ueber die Bedeutung der Gehörsteinchen ist man noch gänzlich im Unklaren und was ihre Entstehung betrifft, so weiss man nur, dass sie sich in den, den betreffenden Binnenraum auskleidenden Epithelzellen entwickeln, frei werden und ins Innere desselben gelangen.

---

1) Ausser den genannten Punkten enthält auch noch der Ductus, beziehungsweise der Saccus endolymphaticus (entweder nur in embryonaler Zeit oder das ganze Leben hindurch) schöne weisse Kalkkrystalle.

Ductus endo- und perilymphaticus.
(Aquaeductus vestibuli et cochleae).

Wir haben unter den verschiedenen Gebilden, welche sich aus dem primitiven Gehörbläschen der Wirbelthiere differenziren, auch eines unter dem Namen des **Ductus** resp. **Saccus endolymphaticus** (Hasse) s. **Aquaeductus vestibuli** kennen gelernt. Wir begegneten demselben bei sämmtlichen Wirbelthieren von den Cyclostomen an als einer auf der medialen (dem Cavum cranii zugekehrten) Wand des Sacculus entspringenden, mit dem Sack-Lumen communicirenden Röhre. Diese steigt an der medialen Wand der Gehörkapsel mehr oder weniger weit empor, perforirt dieselbe gegen das Cavum cranii zu und senkt sich in die Dura mater ein, um hier mit blasenförmiger Auftreibung (**Saccus endolymphaticus,** Hasse) blind geschlossen zu endigen.

In dieser Form begegnen wir dem in Frage stehenden Gebilde bei weitaus der grössten Mehrzahl der Wirbelthiere, bei manchen aber zeigt es höchst interessante Modificationen, die, schon bei den Fischen beginnend, bei Ascalaboten ihre höchste Entfaltung erfahren.

So kommt der endolymphatische Gang bei **Selachiern** nicht in die Schädelhöhle zu liegen, sondern erstreckt sich durch die Schädeldecken hindurch in eine unter der äusseren Haut des Kopfes gelegene, vom übrigen Gang winkelig abgeknickte und unter der Herrschaft eines kleinen Muskels stehende, sackartige Erweiterung, welche jederseits frei an der Schädeloberfläche ausmündet (Fig. 338, **B**, *da*, *ade*, *h*). Die Oeffnungen beider Seiten liegen nahe bei einander und können schon mit blossem Auge wahrgenommen werden. So besteht also bei Selachiern ein Apparat, der das Innere des häutigen Gehör-Organs mit dem umgebenden Medium, d. h. dem Meerwasser, in offene Verbindung setzt. Im Innern des Ductus endolymphaticus finden sich Krystalle.

Bei **Reptilien,** so z. B. bei Coluber natrix, stellt der Saccus endolymphaticus ein kleines Bläschen dar, welches in embryonaler Zeit von Otolithenbrei, später aber von einer wasserklaren Flüssigkeit erfüllt ist. Dasselbe liegt, an das der andern Seite dicht anstossend und blind geschlossen, unter der Parieto-Occipitalnaht, überzogen von der an dieser Stelle verdickten Dura des Schädeldaches.

Einer weiteren Fortbildung dieses Verhaltens begegnen wir bei Eidechsen, indem sich hier der Saccus endolymphaticus so tief in die Schädelknochen einsenkt, dass dieselben bei Embryonen höckerartig vorgewölbt werden. Daran schliessen sich nun die Ascalaboten (Geckotiden), wo sich die Ausbreitung des endolymphatischen Canalsystems nicht auf den Schädel beschränkt, sondern wo sich folgendes complicirtes Verhalten erkennen lässt. Der Ductus endolymphaticus jeder Seite dringt, nachdem er unterhalb der Scheitelbeine zu einem, zwischen Dura und Knochen gelegenen, wurstförmigen Blindsack angeschwollen ist, zwischen dem Scheitelbein und der knöchernen Gehörkapsel jeder Seite heraus in die Nackengegend und erzeugt hier einen vielfach sich schlängelnden, zarten Canal (Fig. 346, *De*). Dieser erweitert sich schliesslich zu einem, im Verhältniss zur Körpergrösse des Thieres geradezu monströs zu nennenden, reich vascularisirten Sack, welcher in einen subcutanen, von Fett und

Lymphe erfüllten Hohlraum eingebettet ist und vielfache, namentlich bei jungen Thieren reich verzweigte, lappige Ausstülpungen zeigt (Fig. 346, *Se*). Während sich letztere tief zwischen die Interstitien der in der Nackengegend befindlichen Muskeln einbohren, erstreckt sich der Saccus endolymphaticus am Rumpfe so weit nach hinten, dass er bis in's Niveau des

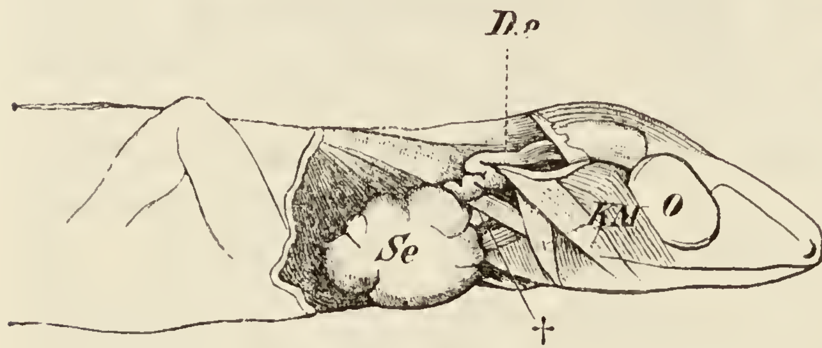


Fig. 346. Kopf von Phyllodactylus europaeus von der Seite mit dem Ductus (*De*) und Saccus endolymphaticus (*Se*), † der in die Tiefe sich einbohrende, zum Dache des Pharynx gelangende Canal, *KM* Kaumuskeln, *O* Orbita.

Schultergürtels zu liegen kommt (Wiedersheim). Dabei greifen die Säcke beider Seiten ventralwärts so tief am Halse hinab, dass sie in der Kehlgegend beinahe zusammenstossen. Eine jener blindsackartigen Ausstülpungen, welche länger ausgezogen erscheint, als die übrigen, wühlt sich bis an die ventrale Circumferenz der Wirbelsäule hinab, und gelangt sogar bis zur Schleimhaut des Pharynx, um dorsalwärts davon blind zu endigen.

Die bis jetzt gegebene Darstellung bezieht sich auf Phyllodactylus europaeus. Beim gewöhnlichen Gecko (Platydactylus mauritanicus) erstrecken sich die beiden endolymphatischen Säcke, welche hier in der Hinterhauptsgegend von beiden Seiten confluiren, nicht nur in die Nackengegend, sowie zur Pharyngeal- und Mundschleimhaut, sondern ziehen jederseits intracraniell an der medialen Wand der Gehörkapsel, zwischen Knochen und Dura mater nach vorne, bohren sich zwischen die Musculi pterygoidei ein und gelangen fingerartig gelappt in die Orbita. Ein Lappen umgreift den Bulbus von unten und innen nach oben und aussen, während ein anderer canalartiger Fortsatz abwärts zum Boden der Augenhöhle läuft, allwo er die Schleimhaut des Mundhöhlendaches berührt (Wiedersheim).

Dieses ganze labyrinthisch verzweigte Canalsystem ist stets erfüllt von einem milchweissen, zähen Otolithenbrei, dessen mikroskopisch feine Krystallsäulchen in der Grösse ungemein variiren und, wie oben schon erwähnt, eine lebhafte Molecularbewegung erkennen lassen. Eine Verbindung desselben mit dem epicerebralen Raum ist nirgends nachzuweisen.

Viel einfacher sind die Modificationen, die der Ductus endolymphaticus bei gewissen **Teleostiern** und bei **Amphibien** erleidet. So kommt bei Cyprinoiden und gewissen Urodelen, z. B. beim Axolotl, ein Zusammenfluss der Organe beider Seiten zu Stande, und da der gemeinschaftliche Sack prall mit Krystalleu erfüllt ist, so präsentirt sich das Gehirn des Axolotls wie von einer weissen, kuchenartigen Masse überlagert.

Bei Anuren greift dieselbe auch noch auf die ventrale Hirnfläche bis zur Hypophyse hinunter und fliesst auch dort mit der andern Seite zusammen, so dass hier die Mittel-, Hinter- und Nachhirngegend von einem förmlichen Kalkgürtel umspannt ist (C. Hasse).

Bei **Vögeln** entspringt der Ductus endolymphaticus mit so weiter Mündung von der Sackinnenwand, dass letztere in toto zum Canal ausgezogen erscheint. In embryonaler Zeit noch geschlossen, öffnet sich derselbe beim erwachsenen Vogel in's Cavum epicerebrale herein (C. Hasse).

Bei **Säugern**, deren endolymphatischen Gang ich oben schon besprochen habe, findet man den Saccus endolymphaticus in das faserige Gewebe der Dura mater eingeschlossen. Auf die physiologische Bedeutung aller dieser Bildungen werde ich später einzugehen haben.

Was nun das **Cavum perilymphaticum** betrifft, so liegt dasselbe, wie wir schon bei der Einleitung gesehen haben, zwischen dem häutigen Labyrinth und den umgebenden harten Hüllmassen des Kopfskelets. Wie der endolymphatische Raum von einer Flüssigkeit, der **Endolymphe** erfüllt ist, so befindet sich in diesem die **Perilymphe**. Letztere, die entweder eine wasserklare oder fettige, ölige Flüssigkeit darstellt, ergiesst sich nicht immer frei um das häutige Labyrinth, sondern ist oft in bindegewebigen, lockeren Maschen suspendirt und von zahlreichen Blutgefässen durchwachsen.

Bei Cyclostomen, Selachiern, Ganoiden und Teleostiern steht dieser Raum um den Ductus endolymphaticus her und an der Eintrittsstelle des Hörnerven mit dem Cavum epicerebrale in

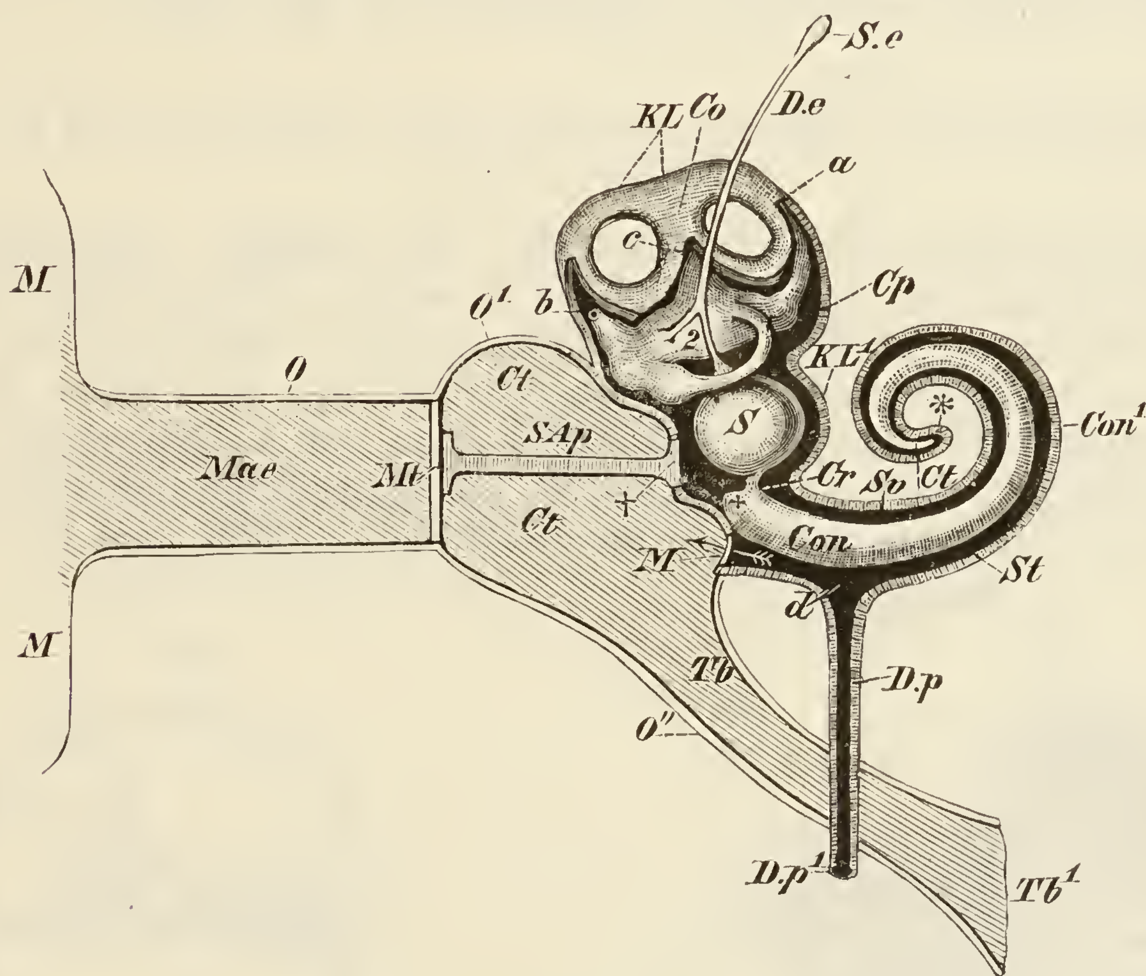


Fig. 347. Schematische Darstellung des gesammten Gehör-Organs vom Menschen. Aeusseres Ohr: *M*, *M* Ohrmuschel, *Mae* Meatus auditorius externus, *O* Wand desselben, *Mt* Membrana tympani. Mittelohr: *Ct*, *Ct* Cavum tympani, O^1 Wand desselben, *SAp* Schallleitender Apparat, welcher an Stelle der Ossicula auditiva nur als stabförmiger Körper eingezeichnet ist. Die Stelle † entspricht der Steigbügelplatte, welche das ovale Fenster verschliesst, *M* Membrana tympani secundaria, welche die Fenestra rotunda verschliesst, *Tb* Tuba Eustachii, Tb^1 ihre Einmündung in den Rachen, *O''* ihre Wand. Inneres Ohr mit zum grössten Theil abgesprengtem, knöchernem Labyrinth (*KL*, *KL'*), *S* Sacculus, *a*, *b* die beiden verticalen Bogengänge, wovon der eine (*b*) durchschnitten ist, *c*, *Co* Commissur der Bogengänge des häutigen und knöchernen Labyrinths, *S.e*, *D.e* Saccus und Ductus endolymphaticus, wovon sich der letztere bei 2 in zwei Schenkel spaltet, *Cp* Cavum perilymphaticum, *Cr* Canalis reuniens, *Con* häutige Schnecke, die bei † den Vorhofsblindsack erzeugt, Con^1 knöcherne Schnecke, *Sv* und *St* Scala vestibuli und Scala tympani, welche bei * an der Capula terminalis (*Ct*) in einander übergehen, *D.p* Ductus perilymphaticus, welcher bei *d* aus der Scala tympani entspringt und bei $D.p^1$ ausmündet. — Der horizontale Bogengang ist mit keiner besonderen Bezeichnung versehen, doch ist er leicht zu erkennen.

Verbindung[1]). Bei allen übrigen Wirbelthieren, d. h. schon von den Perennibranchiaten an, existirt ein besonderer Gang, der **Ductus perilymphaticus s. Aquaeductus cochleae, d. h. die Wasserleitung der Schnecke,** welche entweder in den Subarachnoidalraum des Gehirns oder in einen im Foramen jugulare befindlichen Lymphsack führt. Bei den Säugern wird übrigens die Hauptmasse der Perilymphe durch den inneren Gehörgang abgeführt (Fig. 350, *Dp, Dp*[1]).

Bei Säugethieren öffnet sich die knöcherne Labyrinthwand mit zwei Oeffnungen gegen denjenigeu Raum des Mittelohrs, welchen man mit **Paukenhöhle** bezeichnet. Durch diese Oeffnungen, die wir schon bei der Anatomie des Kopfskelets unter dem Namen der Fenestra ovalis und rotunda kennen gelernt haben, und die uns alsbald noch einmal beschäftigen werden, müsste nun die Perilymphe selbstverständlich abfliessen, wenn dieselben nicht verschlossen wären. Den Verschluss des ovalen Fensters bewirkt überall, von den Amphibien an bis zu den Säugern hinauf die Platte des Steigbügels, während die Fenestra rotunda bei den höheren Vögeln, den Säugethieren und dem Menschen durch eine fibröse Haut, nämlich durch die Membrana tympani secundaria verschlossen ist (Fig. 350).

Knöchernes Labyrinth und die Schnecke der Säugethiere.

Nicht überall ist die Umschliessung des häutigen Labyrinths von Seite der Hartgebilde des Kopfskeletes dieselbe; gleichwohl aber spricht man in der ganzen Thierreihe, wie früher schon angedeutet, von einem häutigen und knöchernen Labyrinth und bezeichnet die einzelnen Partieen des letzteren mit den Namen der unterliegenden, häutigen Theile. Bei Säugethieren ist eine knöcherne Labyrinthkapsel, welche durch eine Knochenleiste unvollständig in zwei, den Sacculus

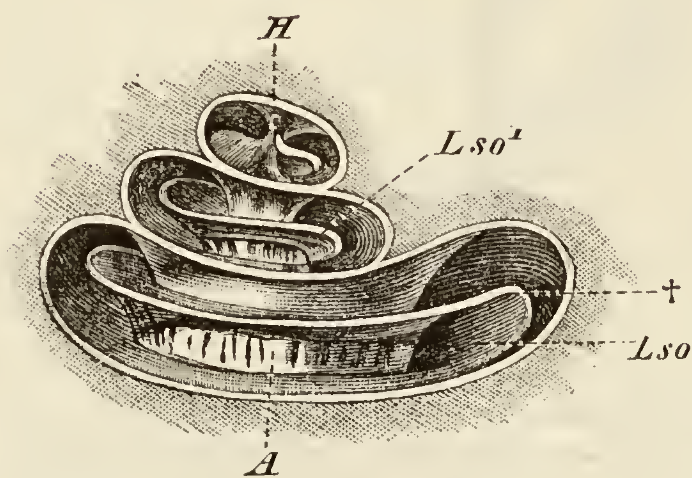


Fig. 348.

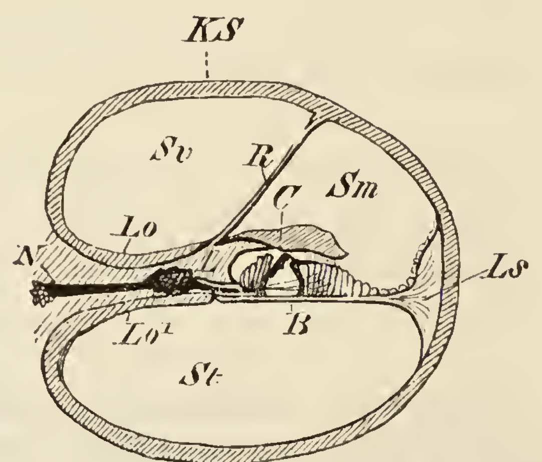


Fig. 349.

Fig. 348. Knöcherne Schnecke des Menschen. *A* Axe, *Lso*, *Lso*[1] Lamina spiralis ossea, deren freier, von den Acusticusfasern durchbohrter Rand bei † sichtbar ist, *H* Hamulus.

Fig. 349. Querschnitt durch den Schneckencanal eines Säugethieres, Schema. *KS* Knöcherne Schnecke, *Lo*, *Lo*[1] die beiden Blätter der Lamina spiralis ossea, zwischen welchen bei *N* der N. acusticus (sammt Ganglion links von *L*) verläuft, *L* Limbus laminae spiralis, *B* Membrana basilaris, auf welcher die Neuro-Epithelien liegen, *R* Membrana Reissneri, *Sv* Scala vestibuli, *St* Scala tympani, *Sm* Scala media (häutige Schnecke), *C* Membrana Corti, *Ls* Ligamentum spirale.

---

1) Das perilymphatische System der Fische bedarf dringend einer genaueren Untersuchung.

und Utriculus umschliessende Abtheilungen zerfällt, schon vor der Verknöcherung des übrigen Schläfenbeins vorhanden. Im Gegensatz dazu steht die unvollständige, medianwärts nur durch einen fibrösen Vorhang vom Schädelcavum abgeschlossene Gehörkapsel der Teleostier, Chimären, Ganoiden und Dipnoër. Sie liegt also hier nur in einer Knorpel- resp. Knochenbucht, auf deren zum Theil sehr complicirte Zusammensetzung (Teleostier und Knochen-Ganoiden) ich schon bei der Anatomie des Schädels genugsam hingewiesen habe.

Ich wende mich jetzt zu einer specielleren Darstellung der **Säugethierschnecke,** die wir bis jetzt nur in ihrem häutigen Abschnitt kennen gelernt haben. Die knöchernen Hüllmassen des häutigen Labyrinths erzeugen eine knöcherne Axe, woran man eine untere (Modiolus oder Spindel), eine mittlere (Columella) und eine obere (Lamina modioli) Partie unterscheiden kann. Rings um diese Axe windet sich in Spiraltouren eine Knochenlamelle (Lamina spiralis ossea) (Fig 348, *Lso, Lso*[1]), welche in die Höhlung der Schnecken-

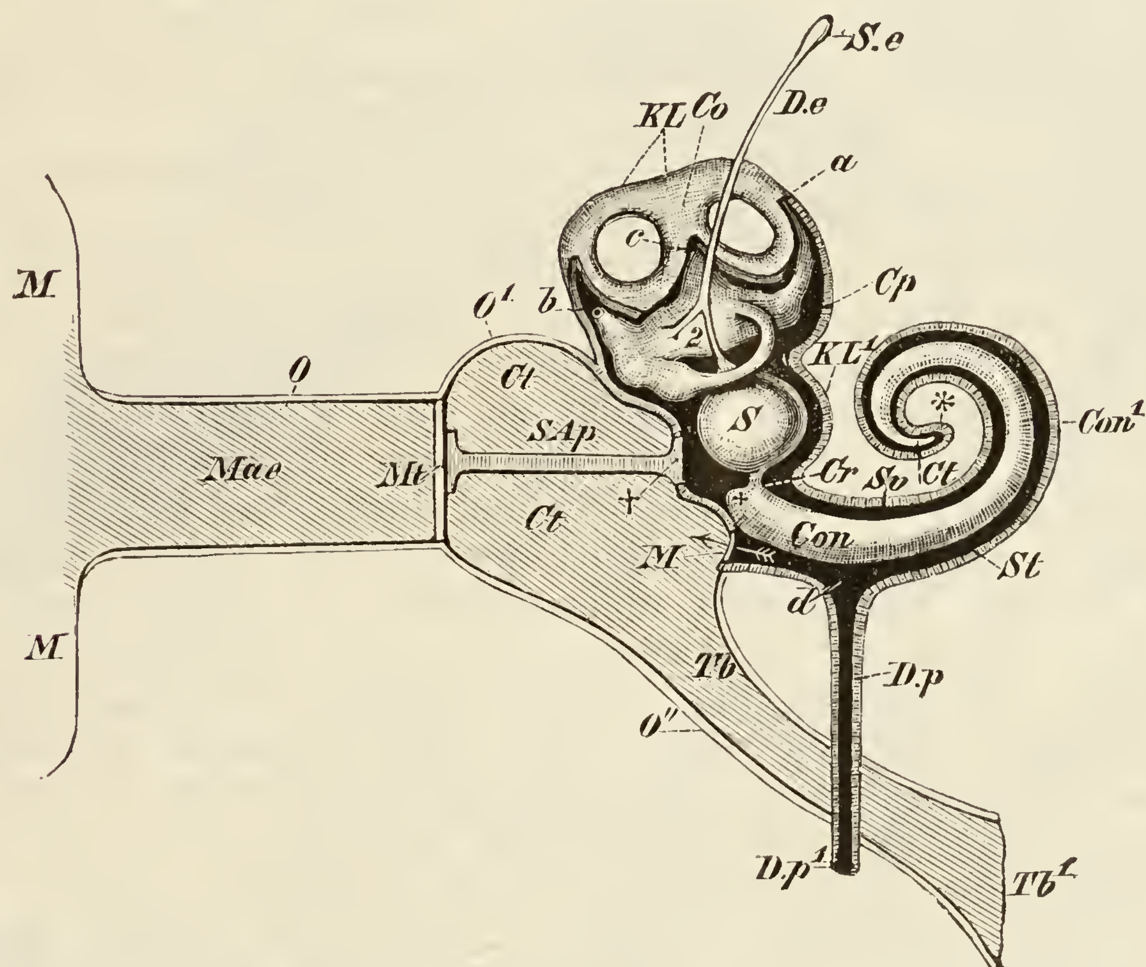


Fig. 350. Schematische Darstellung des gesammten Gehör-Organs vom Menschen. Aeusseres Ohr: *M*, *M* Ohrmuschel, *Mae* Meatus auditorius externus, *O* Wand desselben, *Mt* Membrana tympani. Mittelohr: *Ct*, *Ct* Cavum tympani, *O*[1] Wand desselben, *SAp* Schallleitender Apparat, welcher an Stelle der Ossicula auditiva nur als stabförmiger Körper eingezeichnet ist. Die Stelle † entspricht der Steigbügelplatte, welche das ovale Fenster verschliesst, *M* Membrana tympani secundaria, welche die Fenestra rotunda verschliesst, *Tb* Tuba Eustachii, *Tb*[1] ihre Einmündung in den Rachen, *O''* ihre Wand. Inneres Ohr mit zum grössten Theil abgesprengtem, knöchernem Labyrinth (*KL*, *KL'*), *S* Sacculus, *a*, *b* die beiden verticalen Bogengänge, wovon der eine (*b*) durchschnitten ist, *c*, *Co* Commissur der Bogengänge des häutigen und knöchernen Labyrinths, *S.e*, *D.e* Saccus und Ductus endolymphaticus, wovon sich der letztere bei 2 in zwei Schenkel spaltet, *Cp* Cavum perilymphaticum, *Cr* Canalis reuniens, *Con* häutige Schnecke, die bei † den Vorhofsblindsack erzeugt, *Con*[1] knöcherne Schnecke, *Sv* und *St* Scala vestibuli und Scala tympani, welche bei * an der Cupula terminalis (*Ct*) in einander übergehen, *D.p* Ductus perilymphaticus, welcher bei *d* aus der Scala tympani entspringt und bei *D.p*[1] ausmündet. Der horizontale Bogengang ist mit keiner besonderen Bezeichnung versehen, doch ist er leicht zu erkennen.

windungen vorspringt, die gegenüberliegende Wand aber nicht erreicht (Fig. 348, †), sondern durch zwei lateralwärts divergirende, bindegewebige Membranen fortgesetzt wird, welche wir als **Membrana Reissneri** und **basilaris** bereits dem Namen nach kennen. Indem diese mit dem Periost der gegenüberliegenden, knöchernen Schneckenwand verschmelzen, erzeugen sie auf dem Querschnitt (Fig. 349, 351 *R* und *B*) betrachtet, einen nach aussen offenen Winkel, welcher von der knöchernen Schneckenwand zu einem Dreieck abgeschlossen erscheint. Diese der Lamina spiralis ossea in allen ihren Windungen folgende Röhre ist nun nichts anderes als die mit dem häutigen Labyrinth durch den Canalis reuniens in direkter Communication stehende, **häutige Schnecke** oder der **Ductus cochlearis** (Scala media, Fig. 350, *Con, Con*[1], Fig. 351, *Sm*).

Da nun weder die Lamina spiralis ossea, noch das häutige Schneckenrohr das Lumen der knöchernen Schnecke gänzlich ausfüllt, so bleibt sowohl oberhalb als unterhalb von ihnen ein Hohlraum übrig, von welchen der erstere, welchen man als **Scala vestibuli** bezeichnet, durch die Reissner'sche, der letztere aber, welche **Scala tympani** genannt wird, durch die Basilarmembran von der häutigen Schnecke abgegrenzt wird. Indem so die häutige Schnecke zwischen die Vorhofs- und Paukenraumtreppe eingeschlossen ist, kann man sie auch als mittlere Treppe, als **Scala media** bezeichnen (Fig. 349, 350, *Sv*, *St, Con*).

Während aber diese in der letzten Schneckenwindung blindgeschlossen aufhört (Cupula terminalis, Fig. 350, *Ct*), gehen die Scala vestibuli und tympani an derselben Stelle (Helicotrema) in einander über, so dass die Perilymphe, die ganze häutige Schnecke umspülend, hier von dem einen Gang in den andern überströmen kann (Fig. 350, *). Denkt man sich nun diesen Vorgang, so wird Perilymphe, am Helicotrema von der Scala vestibuli in die Scala tympani übertretend, in dieser weiter laufen bis zum Vestibulum, hier aber wird sie, da die Scala tympani durch einen Abschnitt der Lamina spiralis ossea gegen jenes (d. h. das Vestibulum) abgeschlossen ist, gegen das von der Membrana tympani secundaria (Fig. 350, *M*) verschlossene Loch hin getrieben. Da sie nun hier wieder abgelenkt wird, bleibt ihr kein andrer Ausweg, als der nicht weit vom Foramen rotundum, am knöchernen Schneckenboden entspringende Ductus perilymphaticus s. Aquaeductus cochleae (Fig. 350, *Dp*).

Die knöcherne Axe der Schnecke ist von einem System parallel laufender Röhren durchsetzt, welche am Grund des Meatus auditorius internus mit feinen, in einer Spirallinie angeordneten Oeffnungen beginnen (Tractus spiralis foraminulentus) und nachdem sie in die Schneckenaxe eingetreten sind, seitlich abbiegen, um sich in die Lamina spiralis ossea fortzusetzen und schliesslich an deren freiem Rand (Zona perforata) zwischen die beiden Blätter der Scala media einzumünden (Fig. 348, †).

In diesen Canälen nun laufen die Fasern des Ramus cochlearis vom Nervus acusticus, deren letzte Ausbreitung auf der Basilarmembran stattfindet. Letztere kann man auch, da sie in derselben Ebene wie die Lamina spiralis ossea liegt und diese gewissermaassen fortsetzt, als Lamina spiralis membranacea bezeichnen.

Die feineren, histologischen Details gestalten sich beim Menschen wie folgt.

An den freien Rand der knöchernen Lamina spiralis,

welcher gegen das Lumen der häutigen Schnecke einspringt und eine Furche (Sulcus spiralis) besitzt, fügt sich ein weicher Aufsatz (Limbus laminae spiralis).

An diesem Aufsatz, welcher wesentlich der oberen Platte der Lamina spiralis ossea angehört, kann man zwei, jene Furche begrenzende Ränder oder Lippen (Fig. 351) unterscheiden. Die obere Lippe (Labium vestibulare) ist fein zugeschärft und erscheint an ihrer oberen Fläche wie gezähnelt, die untere Lippe (Labium tympanicum) ist mehr keilartig gestaltet, setzt sich in die Membrana basilaris fort und schliesst die letzten, feinen, zum Ductus cochlearis verlaufenden Endfasern des Schneckennerven ein (Fig. 351, *N*, N^1).

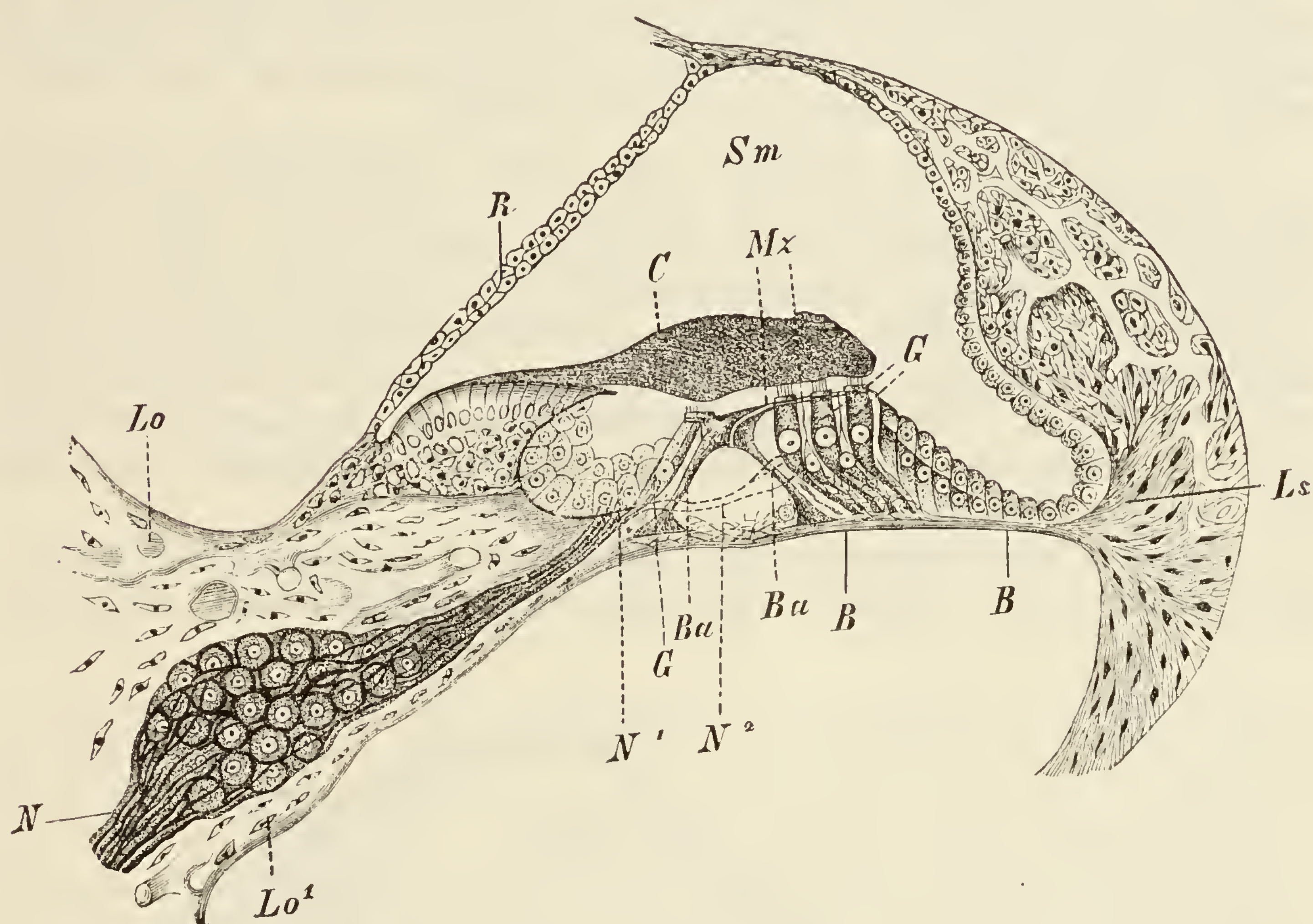


Fig. 351. Das Corti'sche Organ nach Lavdowsky. *Lo*, Lo^1 Die beiden Platten der Lamina spiralis ossea, *N* Gehörnerv mit Ganglion, N^1, N^2 der in seine Endfibrillen sich auflösende und zu den Gehörzellen (*G G*) tretende Nerv, *Ba*, *Ba* Bacilli oder Stützzellen, *Mz* Membrana reticularis, *C* Corti'sche Membran, *Ls* Ligamentum spirale, in das die Basilarmembran ausstrahlt, *Sm* Scala media, *R* Reissner'sche-, *B B* Basilarmembran.

Die Membrana basilaris, welche sich an einer, von der gegenüber liegenden, knöchernen Schneckenwand entspringenden, bandartig ausgezogenen Verdickung des Periosts (Ligamentum spirale, Fig. 351, *Ls*) aufhängt, besteht in ihrer ganzen Ausdehnung aus hellen, fadenähnlichen, sehr elastischen Fasern, die nach Art von Saiten zwischen den beiden Insertionspunkten der Membran, d. h. zwischen dem Labium tympanicum und dem Ligamentum spirale ausgespannt sind (*B*, *B*). Die einzelnen Fasern, deren man beim Menschen circa 16—20000 unterscheidet, sind, da die Basilarmembran von der Wurzel des Schneckenkanales gegen die Cupula terminalis hin, anfangs rascher, dann langsamer in die Breite wächst, von sehr verschiedener Länge. Sie sind äusserst vibrationsfähig und können nach der Hypothese von Helmholtz als eine Art von Claviatur oder Harfe, d. h. als ein abgestimmter, der Klanganalyse fähiger Saiten-

apparat aufgefasst werden, dessen Schwingungen auf die auflagernden specifischen Hörzellen übertragen und von dort mittelst des N. cochlearis zum Gehirn fortgeleitet werden. Als so geistreich auch diese Hypothese bezeichnet werden muss, so ist doch immerhin die Möglichkeit einer anderen Wirkungsweise des acustischen Apparates offen zu halten.

Auf der Oberfläche der Membrana basilaris sitzen kleine, bogenförmige, zellige Gebilde, die sogenannten Gehörstäbe (Bacilli acustici), bei denen man eine innere und äussere Reihe unterscheidet und die nach Zahl und Stärke grossen Schwankungen unterliegen (Fig 351, *Ba, Ba*).

Die Bacilli beider Reihen sind mit ihren oberen Enden der Art einander zugeneigt, dass sie einen First bilden. Dabei ruhen diejenigen der äusseren Reihe mit ihren oberen, verdickten Enden in einer pfannenartigen Höhlung der Bacilli der inneren Reihe.

Die Gehörstäbchen besitzen eine harte, knorpelartige Consistenz und verhalten sich chemischen Reagentien gegenüber sehr resistent. Mit ihren oberen Enden gehen diejenigen der inneren Reihe in eine nicht minder resistente, netzartig durchbrochene Membran (Membrana reticularis, Fig. 352, *Mz*) über, die der Membrana basilaris parallel nach aussen zieht und so über die Gehörstäbchen der äusseren Reihe zu liegen kommt. Am Fuss der Bacilli liegen die sogenannten Bodenzellen, welche als Mutterzellen der letzteren aufzufassen sind (Fig. 352, zwischen *Ba, Ba*).

Was nun die Bedeutung der Hörstäbchen anbelangt, so sind sie als elastische, aber zugleich als feste Pfeiler aufzufassen, welche zu-

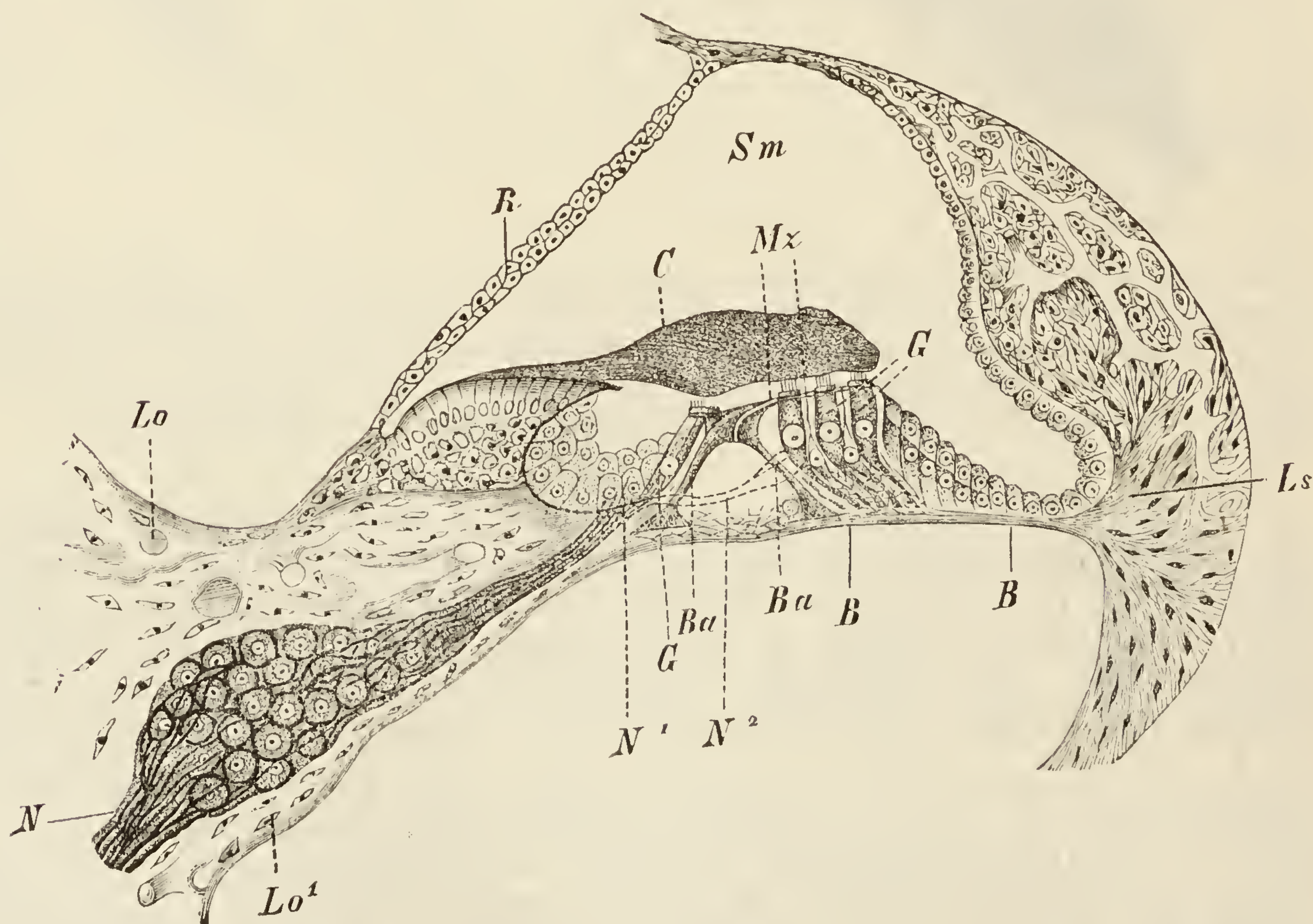


Fig. 352. Das Corti'sche Organ nach Lavdowsky. *Lo*, *Lo*¹ Die beiden Platten der Lamina spiralis ossea, *N* Gehörnerv mit Ganglion, *N*¹, *N*² der in seine Endfibrillen sich auflösende und zu den Gehörzellen (*G G*) tretende Nerv, *Ba*, *Ba* Bacilli oder Stützzellen, *Mz* Membrana reticularis, *C* Corti'sche Membran, *Ls* Ligamentum spirale, in das die Basilarmembran ausstrahlt, *Sm* Scala media, *R* Reissner'sche-, *B B* Basilarmembran.

sammen mit der Membrana basilaris einen Rahmen darstellen, in welchem die eigentlichen Hörzellen ausgespannt sind und in gesicherter Lage erhalten werden. Vielleicht functionirt die Membrana reticularis auch als Isolator für dieselben.

An den eigentlichen Hörzellen[1]) unterscheidet man eine innere und eine äussere, grössere Partie, wovon jede wieder in zwei Schichten zerfällt, eine obere und eine untere (Fig. 352, *G*, *G*). Diejenigen der oberen Schicht stecken mit ihren freien, haartragenden Enden in den zahlreichen Maschen der Membrana reticularis und alle Sinneszellen sitzen mit ihrem unteren Ende der Membrana basilaris auf und stehen stets mit Nerven (Fig. 352, N^1, N^2) in Contact. Der letzte Abschnitt der Säugethierschnecke, die Cupula terminalis, enthält im Gegensatz zu der ihr homologen Lagena der Fische, Amphibien und Reptilien keine Nerven, sondern ist nur von einem indifferenten Epithelium ausgekleidet.

Als letztes Gebilde des acustischen Apparates ist noch erwähnenswerth die Membrana tectoria s. Corti. Sie entspringt von der Oberfläche des Labium vestibulare des Limbus und ist über den Sulcus spiralis bis zu den oberen, äusseren Hörzellen straff hinübergespannt. Sie ist sehr spröd, resistent und ruht dem Haarsaum der Hörzellen der Art auf, dass sie, nach Art der Otolithen, vielleicht wie ein Pedal auf dieselben zu wirken im Stande ist (Fig. 352, *C*).

Schallleitender Apparat.

Aeusseres und mittleres Ohr.

Während die Gehörkapsel der niederen Wirbelthiere, wie vor Allem diejenige der Fische und Amphibien, direkt unter dem äusseren Integument gelegen ist und somit eine sehr exponirte Lage am Schädel besitzt, finden wir sie bei gewissen Reptilien, bei Vögeln, namentlich aber bei Säugethieren immer mehr von der Oberfläche des Kopfes ab- und zugleich basalwärts gerückt. Dabei wird sie immer mehr von Kopfknochen überlagert und in das Cavum cranii einbezogen.

Wenn man diese Lageveränderungen des Gehörorgans in Erwägung zieht, so ist auch a priori zu erwarten, dass es sich dabei um sehr verschiedene, unter dem Einfluss des umgebenden Mediums (Wasser oder Luft) stehende Möglichkeiten der Schallzuleitung handeln wird.

Was nun zunächst die Fische betrifft, so geschieht hier die Fortleitung der Schallwellen am günstigsten durch die Kiemenhöhle, deren Binnenwand von demjenigen Theil der Gehörkapsel gebildet wird, an welche sich innen der Sacculus und ein Theil des Utriculus anlegt. Es handelt sich dabei speciell um die vordere, obere Bucht der Kiemenhöhle und jene entspricht in topographischer Beziehung genau dem Spritzloch-Canal der Selachier. Als die besten

---

1) Nach G. Retzius besitzt der Mensch circa 12000, die Katze 9900, das Kaninchen 6,100 äussere Haar-(Hör-)Zellen. Eine genaue Schätzung ist übrigens unmöglich. Beim Menschen, wo die Haare halbkreis- oder hufeisenförmig auf jeder Zelle sitzen, entfallen durchschnittlich 20 derselben auf je eine Zelle. Im Gegensatz zu den übrigen Vertebraten, bleiben die Haare bei den Säugethieren und dem Menschen beständig in Einzelborsten aufgelöst, verkleben also nicht miteinander (vergl. Fig. 332).

Leiter der Schallwellen fungiren dabei die dünnen, breiten Kiemendeckelschilder, wie vor Allem das Operculum und Suboperculum. Ihre Schwingungen werden auf das Wasser im Kiemenraum in ausgezeichneter Weise übertragen werden können.

Bei Selachiern dient, worauf schon Joh. Müller aufmerksam gemacht hat, der der Paukenhöhle und der Tuba Eustachii entsprechende Spritzlochcanal, welcher dicht am Labyrinth vorbeizieht, als bester Weg für die Fortleitung der Schallwellen.

Abgesehen davon begegnet man übrigens bereits bei gewissen Fischen[1]) (Clupeiden, Selachier, Mormyrus) schwachen Andeutungen, die darauf hinweisen, dass sich schon hier ein direkter Zutritt von Schallwellen zu der Pars inferior des häutigen Gehörorgans d. h. zum Sacculus und der Lagena anbahnt. Es handelt sich dabei um Durchbrechungen der äusseren und unteren Wand der Gehörkapsel. Diese sogenannten Fensterbildungen (Fenestra ovalis und rotunda), welche uns schon früher beim Kopfskelet begegnet sind, treten nun von den Amphibien an in typischer Weise auf und dazu gesellt sich ein aus einem oder mehreren Knorpel- oder Knochenstückchen gebildeter Apparat[2]), welcher entweder, wie z. B. bei Urodelen, noch im Niveau der äusseren Schädelwand gelegen oder (von den Anuren an) in eine Bucht derselben eingesenkt ist (Fig. 353, *Fov, St*).

Diese Bucht, welche das **Cavum tympani** repräsentirt, ist nach aussen durch eine elastische, schwingungsfähige Membran (Membrana tympani) abgeschlossen und indem nun der durch das Cavum tympani hindurchgespannte, schallleitende Apparat einerseits mit dieser Membran in Contact steht, andrerseits aber, wie oben bemerkt, in die zum perilymphatischen Raum führende Fenestra ovalis eingelassen ist, können die die Membrana tympani treffenden Schallwellen auf das innere Gehörorgan übertragen und dort in Nervenschwingung umgesetzt werden (vergl. den Säugethierschädel).

Rückt nun bei höheren Vertebraten das Gehörorgan immer tiefer und tiefer gegen das Schädelinnere herein, so kommt es ausserhalb des ebenfalls in die Tiefe wandernden Trommelfells auch noch zur Bildung

---

1) Bezüglich der Existenz eines Tympanums bei Raja verweise ich auf die Arbeit von G. B. Howes (vergl. das Literaturverzeichniss).

2) Bei Anuren handelt es sich um eine zarte Knochenspange, die an beiden Enden Knorpelapophysen trägt, wovon die eine plattenartig verbreitert und in die Fenestra ovalis eingelassen ist. An einem seitlichen, kleinen Knorpelfortsatz befestigt sich ein Muskel.

Auch bei Sauropsiden handelt es sich, wie bei Amphibien, nur um einen einzigen, einheitlichen Knochenstab (Columella), der mit dem einen Ende an der Membrana tympani, mit dem andern an der Fenestra ovalis befestigt ist.

Ob dieser Knochen, und dahin gehört auch der sogenannte Stapes der Urodelen, dem Hyomandibulare der Fische entspricht, ist bis jetzt nicht ganz sicher ausgemacht. W. K. Parker, welcher energisch dafür eintritt, behauptet auch, dass der Stapes bei Marsupialier-Embryonen aus dem obersten Abschnitte des Hyoidbogens, d. h. aus dem Pharyngo-hyale entstehe. Dies steht in schroffem Gegensatz zu der gewöhnlichen Annahme, wonach sich der Stapes der Säugethiere aus der Masse des Felsenbeins herausschnüren soll. Vergl. hierüber, sowie über die Bildungsgeschichte der übrigen Gehörknöchelchen der Säugethiere das Kopfskelet.

Bei Monotremen und vielleicht auch noch bei Marsupialiern ist der Stapes, wie die Columella der Sauropsiden, noch solid; auch bei höheren Typen höhlt er sich erst secundär aus.

eines **äusseren Gehörganges**, dessen Eingang von Hautfalten oder, wie bei höheren Thieren, von einer **Ohrmuschel (Concha auris)** umgeben sein kann.

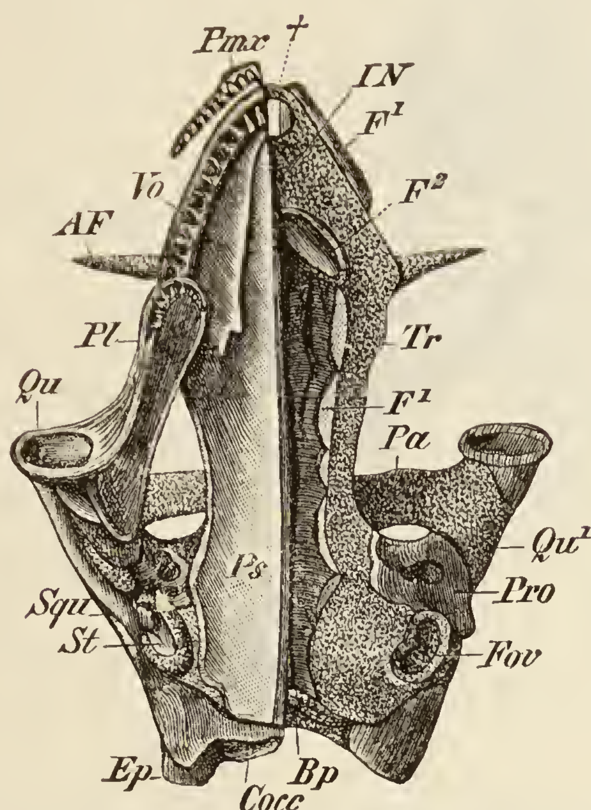


Fig. 353.

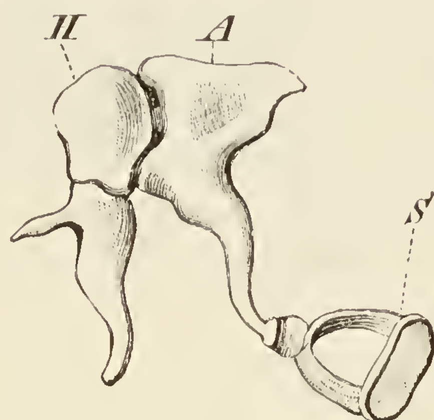


Fig. 354.

Fig. 353. Schädel von Menobranchus lateralis, ventrale Ansicht. *Cocc* Condyli occipitales, *Bp* Basale (knorpelige) Occipitalspange, *Ep* Epioticum, *Ps* Parasphenoid, *Vo* Vomer, *Pmx* Praemaxillare, † Kreisrunder Ausschnitt im vordersten Ende der aus dem Zusammenfluss der Trabekel hervorgegangenen Internasalplatte, *LN*, F^1, F^2 Absteigende Fortsätze des Os frontale, *Tr* Trabekel, *AF* Antorbitalfortsatz, *Pl* Palatinum, *Qu* Knöcherner, die Gelenkpfanne für den Unterkiefer bildender Theil des Quadratums, Qu^1 Knorpeliger Theil des Quadratums, *Pa* Processus ascendens desselben, *Pro* Prooticum, *Fov* Fenestra ovalis, auf der andern Seite des Schädels durch den Stapes *St* verschlossen, *Squ* Squamosum.

Fig. 354. Die Gehörknöchelchen des Menschen, *H* Hammer, *A* Ambos, *S* Steigbügel.

Schliesslich sei noch erwähnt, dass mit dem ersten Auftreten einer Paukenhöhle auch eine röhrenförmige Communication **(Tuba Eustachii)** derselben mit der Rachenhöhle erfolgt, und diese dient als ein Ventilationsapparat der Paukenhöhle, wodurch die in letzterer enthaltene Luft mit der äusseren Luft ins Gleichgewicht gesetzt wird (Fig. 355, *Tb*, Tb^1).

In Rücksicht auf die oben betonte Homologie des Spritzlochcanales mit dem Cavum tympani und der Tube der höheren Vortebraten wird auf einmal die vorher unbegreifliche Thatsache erklärlich, dass von allen Kiemenspalten nur die erste, der Tube entsprechende, trotzdem dass von den Amnioten das Wasserleben aufgegeben wurde, bis zum Menschen hinauf sich erhalten hat. Man sieht also, sie ist als schallleitende Röhre kein neuer Erwerb der landlebenden Wirbelthiere, sondern sie bestand schon bei wasserlebenden und hat sich eben als Schallzuleitungsapparat fortvererbt. — In Folge dessen erscheint das Nichtauftreten einer Paukenhöhle und einer Tube bei Urodelen und Gymnophionen unter ganz anderem Gesichtspunkt, d. h. man muss hier, wie dies auch von Schlangen bekannt ist, eine Rückbildung annehmen.

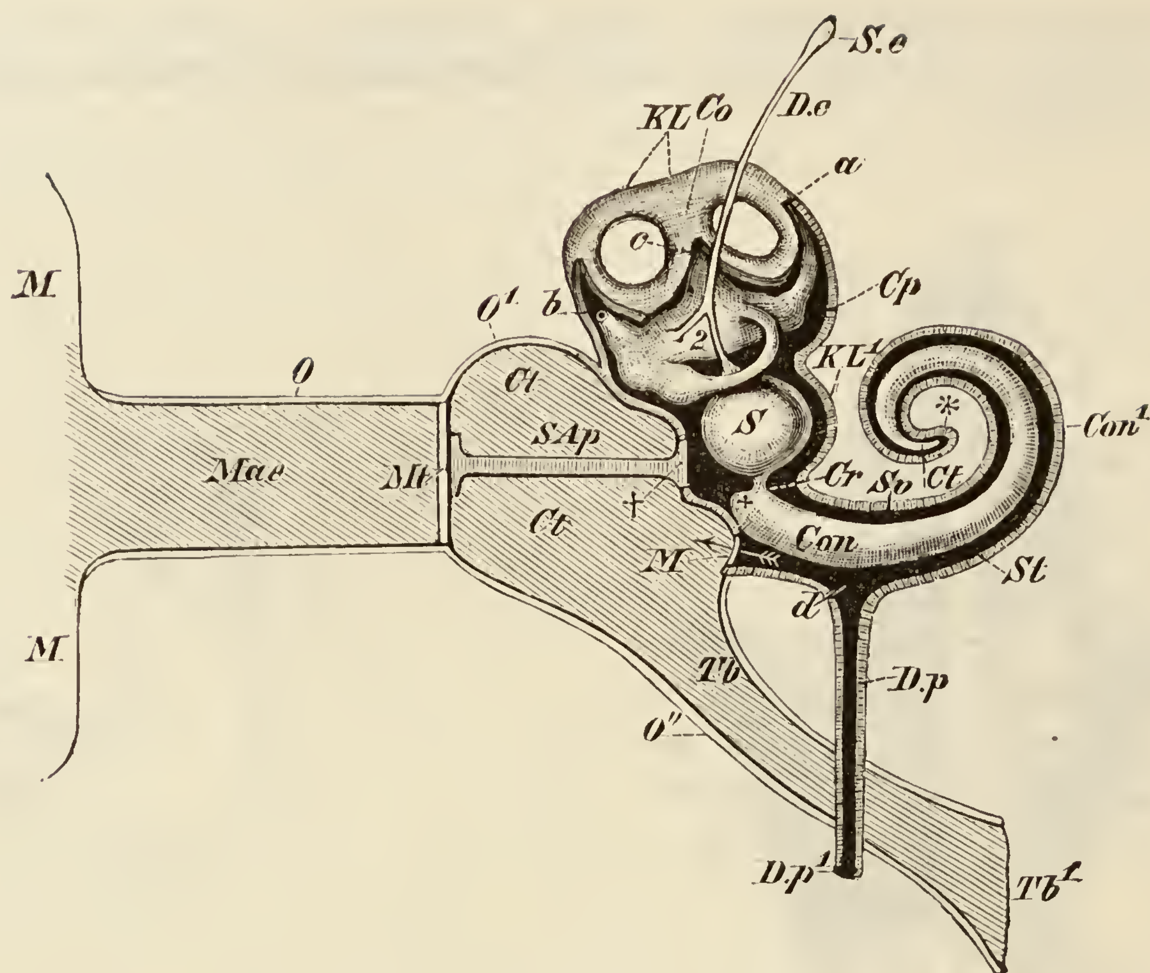


Fig. 355. Schematische Darstellung des gesammten Gehör-Organs vom Menschen. Aeusseres Ohr: *M*, *M* Ohrmuschel, *Mae* Meatus auditorius externus, *O* Wand desselben, *Mt* Membrana tympani. Mittelohr: *Ct*, *Ct* Cavum tympani, *O*¹ Wand desselben, *SAp* Schallleitender Apparat, welcher an Stelle der Ossicula auditiva nur als stabförmiger Körper eingezeichnet ist. Die Stelle † entspricht der Steigbügelplatte, welche das ovale Fenster verschliesst, *M* Membrana tympani secundaria, welche die Fenestra rotunda verschliesst, *Tb* Tuba Eustachii, *Tb*¹ ihre Einmündung in den Rachen, *O''* ihre Wand. Inneres Ohr mit zum grössten Theil abgesprengtem, knöchernem Labyrinth (*KL*, *KL'*), *S* Sacculus, *a*, *b* die beiden verticalen Bogengänge, wovon der eine (*b*) durchschnitten ist, *c*, *Co* Commissur der Bogengänge des häutigen und knöchernen Labyrinths, *S.e*, *D.e* Saccus und Ductus endolymphaticus, wovon sich der letztere bei 2 in zwei Schenkel spaltet, *Cp* Cavum perilymphaticum, *Cr* Canalis reuniens, *Con* häutige Schnecke, die bei † den Vorhofsblindsack erzeugt, *Con*¹ knöcherne Schnecke, *Sv* und *St* Scala vestibuli und Scala tympani, welche bei * an der Cupula terminalis (*Ct*) in einander übergehen, *D.p* Ductus perilymphaticus, welcher bei *d* aus der Scala tympani entspringt und bei *D.p*¹ ausmündet. Der horizontale Bogengang ist mit keiner besonderen Bezeichnung versehen, doch ist er leicht zu erkennen.

Was die Bildungsgeschichte des Mittelohres, d. h. der Paukenhöhle und der Tuba anbelangt[1]), so entwickelt sich dasselbe als sogenannter Canalis tubo-tympanicus (Moldenhauer) genau wie der Spritzlochcanal der Knorpelfische zwischen N. trigeminus und N. acu-

---

1) Die Knoblauchkröte besitzt eine nur sehr schwache Ausstülpung der Mundhöhle, also eine rudimentäre Tuba. Schlangen, Amphisbaenen und Hatteria fehlt Trommelfell, Paukenhöhle und Tuba gänzlich. Die Chamaeleonten und Scinke besitzen eine Paukenhöhle, aber kein differenzirtes Trommelfell.

Bei Lacertiliern kann man von keiner eigentlichen Tuba sprechen, da das ganze Cavum tympani eigentlich nur einen geräumigen, mit weiter Oeffnung ausmündenden Recessus der Rachenhöhle darstellt.

Ein besonderes Interesse beansprucht das Mittelohr der Crocodilier, insofern es die Neigung besitzt, in die umgebenden Kopfknochen hinein Divertikel zu erzeugen, welche mit dem Rachen in Verbindung treten und dem entsprechend ebenso gut wie die eigentliche Tuba Eustachii von der Pharyngealschleimhaut ausgekleidet werden. Jederseits existiren zwei solcher Luftcanäle, welche durch eine einzige, median liegende Oeffnung mit dem Rachen communiciren (Owen, E. van Beneden).

stico-facialis und zwar als ein nach aussen, oben und vorn gerichteter Fortsatz der ersten Kiementasche. (Dies gilt speciell für Sauropsiden und Säuger.)

Das Bildungsmaterial des Trommelfells entwickelt sich aus einem an die erste Kiemenspalte angrenzenden Abschnitt des I. Kiemenbogens, es enthält somit Theile aller drei Keimblätter und rückt von seiner ursprünglichen, bei Amphibien und Reptilien persistirenden, oberflächlichen Lage allmälig dadurch in die Tiefe, dass sich die umgebende Gesichtswand verdickt, woraus eine Tasche resultirt, deren Grund das Trommelfell bildet. Anfangs dick und compact, verdünnt es sich später unter dem Einfluss jenes oben erwähnten, in der Paukenhöhle auftretenden Resorptionsprocesses mehr und mehr und wird so zu einer schwingenden, da und dort (Amphibien, Reptilien) glatte Muskeln führenden Membran.

Was nun das äussere Ohr anbelangt, so entsteht die Muschel sowohl, als auch der äussere Gehörgang aus zwei, auf dem I. und II. Kiemenbogen auftretenden, den Rest der äusseren Kiemenspalte begrenzenden, hügeligen Prominenzen (Fig. 356).

Schon frühzeitig tritt dabei eine mehr oder minder stark ausgeprägte Höckerreihe auf. Sie sitzt beim Menschen theils am Unterkiefer, theils am Zungenbeinbogenwulst, theils an dem hinten liegenden Verbindungsstück zwischen beiden.

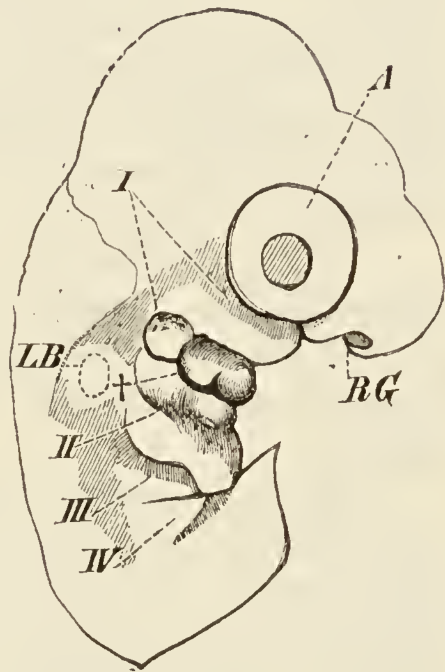


Fig. 356. Vorderer Körperabschnitt eines Hühnchen-Embryos. Theilweise nach Moldenhauer. *RG* Primitive Riechgrube, *A* Auge, *I—IV* erster bis vierter Kiemenbogen, † Stelle, wo sich der äussere Gehörgang zu bilden anfängt, *LB* Labyrinthbläschen (Primitives Gehörbläschen), durch die Körperdecken durchschimmernd.

Jene Höcker werden, indem sie sich zu einem plumpen Ring zusammenschliessen, später zu den characteristischen Protuberanzen der Ohrmuschel, d. h. zum sogenannten Tragus, Antitragus, zur Helix und Anthelix etc. Bezüglich der genaueren Details verweise ich auf W. His, Anatomie menschl. Embryonen, III.

Einem gut ausgebildeten, äusseren Gehörgang begegnen wir erst bei den Säugern, doch können auch schon Reptilien und Vögel Andeutungen davon besitzen [1]).

Den ersten Spuren einer Ohrmuschel, und zwar in Form einer Hautfalte, begegnet man beim Crocodil. Bei Eulen ist eine bewegliche, häutige Klappe vorhanden. Eine eigentliche Ohrmuschel, und zwar nach Grösse und Form sehr stark variirend, treffen wir erst bei Säugern. Sie steht daselbst unter der Herrschaft zahlreicher Muskeln, die da und dort, wie z. B. bei Primaten, in der Rückbildung begriffen sind und somit in die Reihe der rudimentären Organe gehören (vergl. die mimische Muskulatur). Interessant ist, dass die bei manchen Affen zu einem spitzen Läpp-

---

1) Es ist interessant, dass der beim Menschen wohl ausgebildete, knöcherne Gehörgang den amerikanischen Affen fehlt, welche somit auf einer kindlichen Entwicklungsstufe (im Sinne des Menschen) stehen bleiben (Joseph).

chen ausgezogene, obere Circumferenz der Ohrmuschel auch hie und da beim Menschen zur Beobachtung kommt.

In functioneller Beziehung besitzt die Ohrmuschel, wie Experimente gezeigt haben, eine nur untergeordnete Bedeutung [1]).

Zur Physiologie des Gehörorgans.

Für die Fortleitungsmöglichkeit der Schallwellen von Seiten des an und für sich incompressiblen Liquor peri- und endolymphaticus ist es von höchster Wichtigkeit, dass Vorrichtungen existiren, die jenen Flüssigkeiten ein Entweichen und zugleich ein Vorbeistreichen an den Neuro-Epithelien gestatten. Solche sind durch die Wasserleitung der Schnecke und des Vorhofes, resp. durch andere Apparate von gleicher physiologischer Bedeutung gegeben. Diese Röhrenbildungen sind auch insofern als Sicherheitsventile zu betrachten, als sie einem Uebermaass von Schallwellenstärke entgegenwirken und so ähnlich, wie die früher schon erwähnten Dämpfungsapparate, die Sicherheit der von der Flüssigkeit umspülten, also einer Reibung unterliegenden Neuro-Epithelien garantiren (C. Hasse).

Nicht unwichtig ist auch, dass ein erheblicher Theil des vom Stapes ausgehenden Stosses sicherlich dadurch ausgeglichen wird, dass die Membrana tympani secundaria durch die andringende perilymphatische Welle weit gegen die Paukenhöhle ausgebuchtet wird (Mach).

Bei Fischen und Amphibien, wo der ganze Gehörapparat in physiologischer Beziehung noch unter einen mehr einheitlichen Gesichtspunkt fällt, kann die Endolymphe von der Pars superior in die Pars inferior des häutigen Labyrinths frei überströmen und erlaubt so eine günstige Fortpflanzung der Wellen.

Von den Reptilien an und auch schon bei der Mehrzahl der Teleostier und bei allen Knochenganoiden (G. Retzius) muss nun letztere, entsprechend der immer weiter fortschreitenden Abschnürung beider Theile von einander, eine immer beschränktere werden und so ist man gewiss berechtigt, neben der von nun an sich documentirenden, morphologischen Selbständigkeit der Pars inferior für dieselbe auch eine hohe physiologische Selbständigkeit zu statuiren.

Damit steht auch die stets fortschreitende, zur endlichen Herausbildung des feinsten Perceptions-Apparates führende Differenzirung der Schnecke im Einklang, während wir andrerseits die Pars superior, d. h. den Bogenapparat und Utriculus, im Wesentlichen auf jenem Entwicklungsstadium verharren sehen, welches er schon bei den Fischen erreicht hatte. Hier also das conservative, dort das fortschrittliche Princip.

---

1) Bei Cetaceen erleiden der äussere Gehörgang und das Trommelfell eine regressive Metamorphose. In der Tuba entwickeln sich Lufträume und es geht von den Resten des Trommelfells aus eine Membran in senkrechter Richtung durch die Paukenhöhle hindurch gegen das Foramen ovale. Diese vertritt das Trommelfell und an sie inserirt sich der sehr massive Hammer. Das Labyrinth ist durch Luft und Fett sorgfältig isolirt (Hensen).

Die physiologische Inferiorität des Bogenapparates bei höheren Typen spricht sich namentlich auch darin aus, dass derselbe immer mehr in die Tiefe des Kopfskeletes einbezogen und von immer compacteren Knochenmassen umhüllt wird. In Folge dessen wird selbstverständlich die Fortleitung der Schallwellen durch die Kopfknochen eine sehr ungenügende und die Nothwendigkeit eines extra hinzukommenden, schallleitenden Apparates springt in die Augen [1]).

Es ist natürlich schwer zu sagen, welcher Art die Gehörsempfindungen sind, welche bei höheren Wirbelthieren und vor Allem bei Säugern einerseits durch die Neuro-Epithelien der Ampullen, des Recessus utriculi und des Sacculus, andrerseits aber durch diejenigen der Schnecke ausgelöst werden. Gleichwohl wird man im Hinblick auf die morphologische Grundlage des Gehörorgans annehmen dürfen, dass die erstgenannte Gruppe der die Schallbewegung analysirenden Elemente nur einfache, d. h. nur quantitative Gehörsempfindungen (Geräusche) vermittelt, während in die Schnecke, wenigstens der höheren Vertebraten mit dem sprachbegabten Menschen an der Spitze, der complicirte Process der Differenzirung und Wahrnehmung der musikalischen Töne (die Klang-Analyse) zu verlegen ist (Lavdowsky). „Wir hören mit dem Vorhof, wir verstehen mit der Schnecke" (Demmert).

Beziehungen des Gehörorgans zur Schwimmblase der Fische.

Sie finden sich bei vier Teleostierfamilien: 1) bei den Siluroiden, 2) bei den Gymnotiden, 3) bei den Characiniden, 4) bei den Cyprinoiden [2]).

Bei allen handelt es sich um einen einheitlichen, unveränderlichen Grundplan bei der Herstellung einer Knochenkette („Weber'scher Apparat") zwischen dem Vorderende der Schwimmblase einer- und dem Gehörorgan andrerseits, wodurch dem Fische die verschiedenen Füllungszustände seiner Schwimmblase zum Bewusstsein gebracht werden.

Jene Kette geht aus der Umwandlung gewisser Theile (obere Bogen, Dorn- und Querfortsätze?) der vier vordersten Wirbel und Rippen hervor und man kann vier Gliedstücke unterscheiden, welche, von vorne nach hinten gezählt, mit den unpassenden Namen Stapes, Claustrum, Incus und Malleolus bezeichnet werden.

Stapes und Claustrum liegen an Stelle des oberen Bogens vom ersten Wirbel und verknüpfen das Occipitale laterale mit dem Bogen des zweiten Wirbels. Sehr verschieden gestaltet ist das Hauptstück des Apparates, der Malleolus, doch besitzt er ohne Ausnahme Beziehungen zum Körper des dritten Wirbels, als dessen

---

1) Ueber die Auffassung der Bogengänge als Organe des Raumsinnes, insofern nach ihrer Durchschneidung Gleichgewichtsstörungen auftreten, sind die Akten noch keineswegs geschlossen und so muss ich bezüglich dieses Punktes auf die reiche physiologische Literatur, besonders auf die Schriften von Flourens, Czermack, Vulpian, Goltz und Cyon verweisen.

2) Wie es scheint, finden sich bei Cobitis fossilis ganz ähnliche Verhältnisse (C. Hasse).

einer speciellen Function angepasste Rippe er aller Wahrscheinlichkeit nach betrachtet werden muss. Ganz constant zieht ferner ein fibröses Band vom Vorderende des Malleolus zum Stapes und in diesem Band ist der Incus eingeschaltet. Die typische Uebereinstimmung erstreckt sich auch auf die Spinalnerven, welche zwischen diesen Stücken austreten (Sagemehl).

Die Rippen des vierten Wirbels besitzen zwei, in der Medianebene zusammenstossende Auswüchse von Plättchenform, welche, wie dies auch von Seiten des Malleolus geschieht, mit der Tunica externa des Vorderendes der Schwimmblase aufs Engste zusammenhängen.

Alle diese Knöchelchen liegen in einem System von Hohlräumen, welche von Aussackungen der Dura mater gebildet werden, sich längs der Wirbelsäule nach hinten gegen die Schwimmblase erstrecken und wohl auch von jener ölartigen Flüssigkeit erfüllt werden, wie sie sich im Cavum cranii findet. Der am meisten nach rückwärts liegende paarige Hohlraum, der Saccus paravertebralis, welcher durch das Foramen occipitale laterale mit dem Cavum cranii in offener Verbindung steht, öffnet sich oberhalb des Körpers vom ersten Wirbel jederseits auch gegen den Vertebralcanal hin und diese Oeffnung (Apertura externa atrii sinus imparis) führt in einen zweiten, ebenfalls paarigen Hohlraum, das Atrium sinus imparis, wird aber vom Stapes vollkommen ausgefüllt. Am oberen Rand des Stapes und von oben in das Atrium sinus imparis einragend, liegt, wie oben schon erwähnt, das Claustrum.

Nach vorne und unten mündet das Atrium sinus imparis durch eine enge, trichterartige Oeffnung jederseits in einen dritten duralen Hohlraum, der jedoch unpaar ist und Cavum sinus imparis genannt wird. Dieser steht oberhalb der oberen Fläche des tief gehöhlten Occipitalwirbelkörpers mit dem Cavum cranii in Verbindung und zwar, wie J. Nusbaum gezeigt hat, mittelst einer grossen, bisquitförmigen Oeffnung, in welche sich eine Fortsetzung des häutigen Labyrinths, nämlich der Saccus endolymphaticus, hinein fortsetzt. Dieser entspringt aus einer querliegenden, beide Sacculi des häutigen Labyrinths verbindenden Röhre. Der Saccus endolymphaticus, welcher von Otolithen erfüllt ist, endet blind und nach hinten conisch zugespitzt, im Cavum sinus imparis. Auf der Ventralseite des unpaaren Ductus endolymphaticus findet sich jederseits, also paarig, eine kleine Stelle mit Gehörhaare tragenden Cylinderzellen (Maculae ductus endolymphatici, J. Nusbaum) und so erhellt daraus die physiologische Bedeutung des ganzen Apparates, wie ich sie oben schon dargelegt habe. In morphologischer Beziehung liefert das eben geschilderte Verhalten des endolymphatischen Systems ein weiteres Beispiel für die mannigfachen Modificationen, deren das endolymphatische System fähig ist.

F. Organe der Ernährung.

Darmcanal und seine Anhangsorgane.

In der entwicklungsgeschichtlichen Einleitung zu Anfang dieses Lehrbuches habe ich zu zeigen versucht, wie aus der primitiven Darmanlage der **Gastraea** (Fig. 357) das Darmrohr der Vertebraten entstanden zu denken sei. Wir sahen dasselbe enge verknüpft mit der Existenz des inneren Keimblattes, des Entoderms, andrerseits aber kam als zweiter wichtiger Factor in Betracht das von der Gegend des Urmundes (*Blp*) aus sich bildende Mesoderm, beziehungsweise das in engstem Connex damit stehende Coelom, die primitive Leibeshöhle. Letztere scheidet die Darmwand von der Leibeswand und spielt auch bekanntlich bei der Bildung der Somiten, d. h. der Urwirbelplatten der niederen Vertebraten eine grosse Rolle.

Während das Entoderm, das sogenannte **Darmdrüsenblatt**, die innere, mit der specifischen physiologischen Leistung des gesammten Apparates betraute epitheliale Auskleidung des Darmrohres bildet (Fig. 359, *Ep*), wird es an seiner Aussenseite von der inneren Platte des Mesoderms, von dem **Darmfaserblatt** umhüllt (Fig. 359, *Msc*, *Per*[1]). Die ihm so erst secundär zukommenden, mesodermalen Elemente bestehen theils aus Bindegewebe, theils aus Muskelfasern, welch' letztere, in einer Längs- und Querschicht angeordnet, die Bewegungs-, die Contractionsfähigkeit des Darmrohres und so die Weiterbeförderung der eingeführten Nahrung garantiren. Was die Bedeutung des Bindegewebes betrifft, so ist diese eine doppelte. Es handelt sich um Herstellung einer intermediären, verkittenden Zone zwischen der Darmdrüsen- und der Darmfaserschicht, d. h. zwischen der eigentlichen **Mucosa** und der **Muskulatur.** Diese Zwischenschicht, die im Wesentlichen als Trägerin von Drüsen, Blutgefässen, Lymphbahnen und Nerven fungirt, bezeichnet man mit dem Namen der **Submucosa** (Fig. 359, *Subm*).

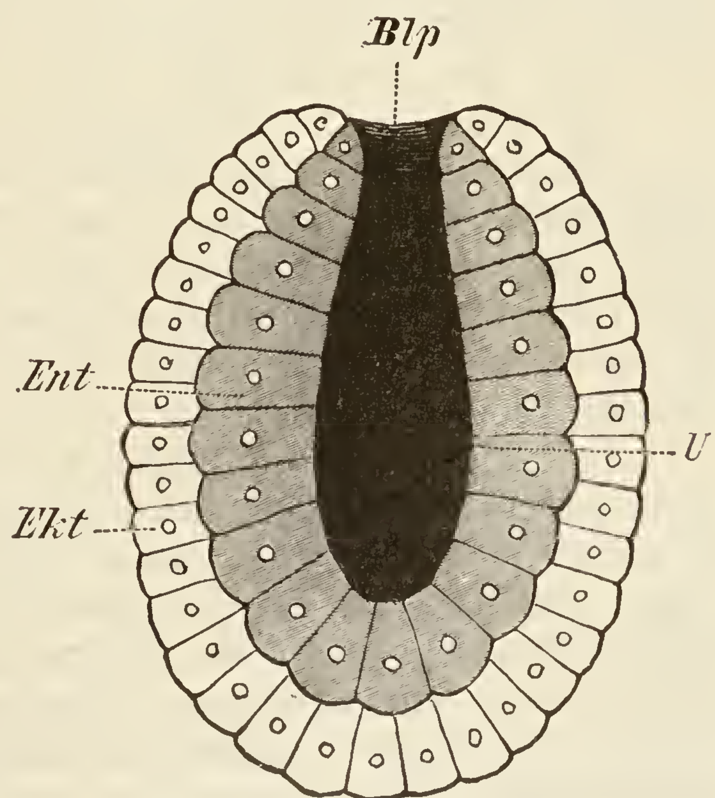


Fig. 357. *Ekt* Ektoderm, *Ent* Entoderm. *Blp* Blastoporus, *U* Urdarmhöhle.

Seine zweite Hauptrolle spielt das Bindegewebe in der serösen Auskleidung des Leibesraumes, d. h. in der Bildung des von Plattenepithelien überzogenen, da und dort glatte Muskeln führenden **Peritoneums** resp. der **Pleura** (Fig. 359, *Per*). Es beschränkt sich dabei aber

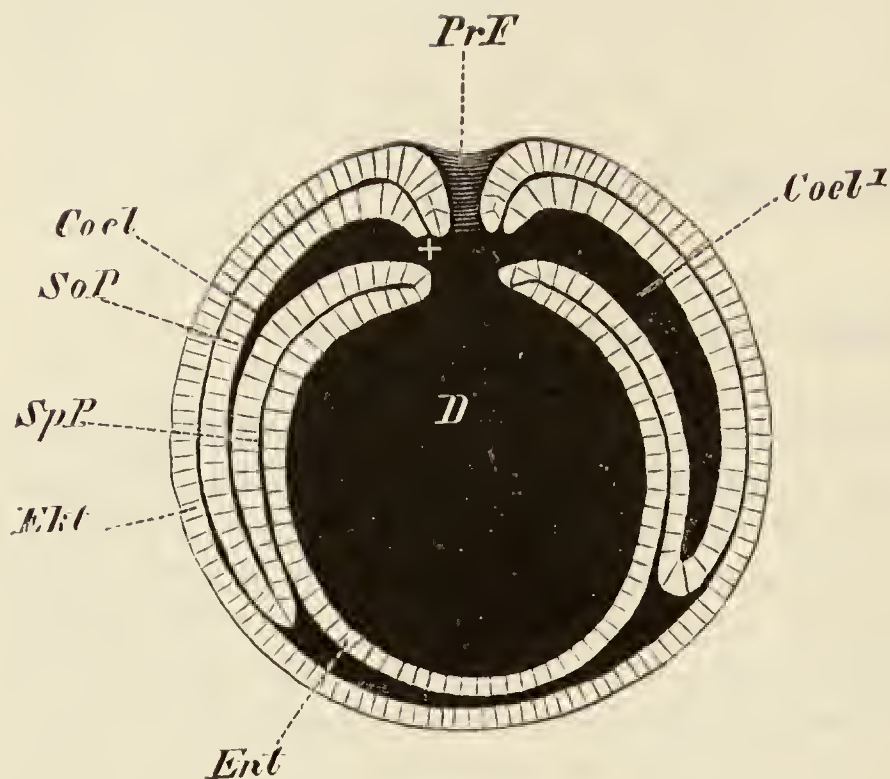


Fig. 358. *D* Darmhöhle, *PrF* Primitivfurche (Blastoporus), *Coel* u. *Coel*[1] Coelomsäcke (Cavum pleuro-peritoneale), *Ent* Entoderm, *SpP* Splanchnopleura, *SoP* Somatopleura, *Ekt* Ektoderm, + Ort der Ausstülpung der Entodermzellen. (Schema mit Zugrundelegung der Hertwig'schen Auffassung.)

nicht allein auf die Leibeswände, erzeugt also nicht allein ein parietales Blatt (*Per*), sondern schlägt in den Leibesraum hinein Falten, sogenannte **Mesenterien**, welche das von der Wirbelsäule bald mehr bald weniger weit wegrückende Darmrohr mit seinen Adnexa überziehen und so theils als Suspensorialapparate, theils als Träger von Gefässen, Nerven und Lymphbahnen fungiren (*Ms*). Diese in der menschlichen Anatomie als Ligamenta peritonei et pleurae sowie als Omenta aufgeführten Duplicaturen, welche genetisch auf's Engste mit den späteren Veränderungen (Windungen, Wachsthumsverschiebungen etc.) des Tractus intestinalis resp. seiner Adnexa zusammenhängen, fasst man zusammen unter dem Namen des visceralen Blattes der Serosa (Fig. 359, *Per*[1]).[1])

Ich habe im Vorstehenden schon wiederholt auch von **Nerven** gesprochen, welche beim Aufbau des Darmrohres in Betracht kommen. Dieselben gehören weitaus zum grössten Theil dem sympathischen System an, doch spielen auch bei jenem Abschnitt, den wir später als Anfangsdarm kennen lernen werden, cerebrale resp. spinale Nerven eine hochwichtige Rolle, und auch beim Enddarm kommen spinale Elemente in Frage.

So können wir im Hinblick auf die Genese des Nervensystems den Satz aussprechen, dass sich Elemente sämmtlicher drei Keimblätter des Embryos beim Aufbau des Tractus intestinalis betheiligen. Gleichwohl aber ist wohl im Auge zu behalten, dass für den specifischen Character des Nahrungsrohres einzig und allein das Entoderm und seine Derivate maassgebend sind, und dass die Antheilnahme der beiden andern Keimblätter, wenn auch gewiss von hoher Bedeutung, so doch immerhin nur als eine accessorische oder secundäre zu bezeichnen ist.

Schon früher habe ich darauf hingewiesen, wie sich der dem Dotter anfänglich flach aufliegende Embryo durch Bildung der Kopf-, Schwanz-

1) Der Halsabschnitt des Tractus intestinalis kommt nie in eine seröse Höhle zu liegen, es steht also hier Somato- und Splanchnopleura in unmittelbarer Berührung.

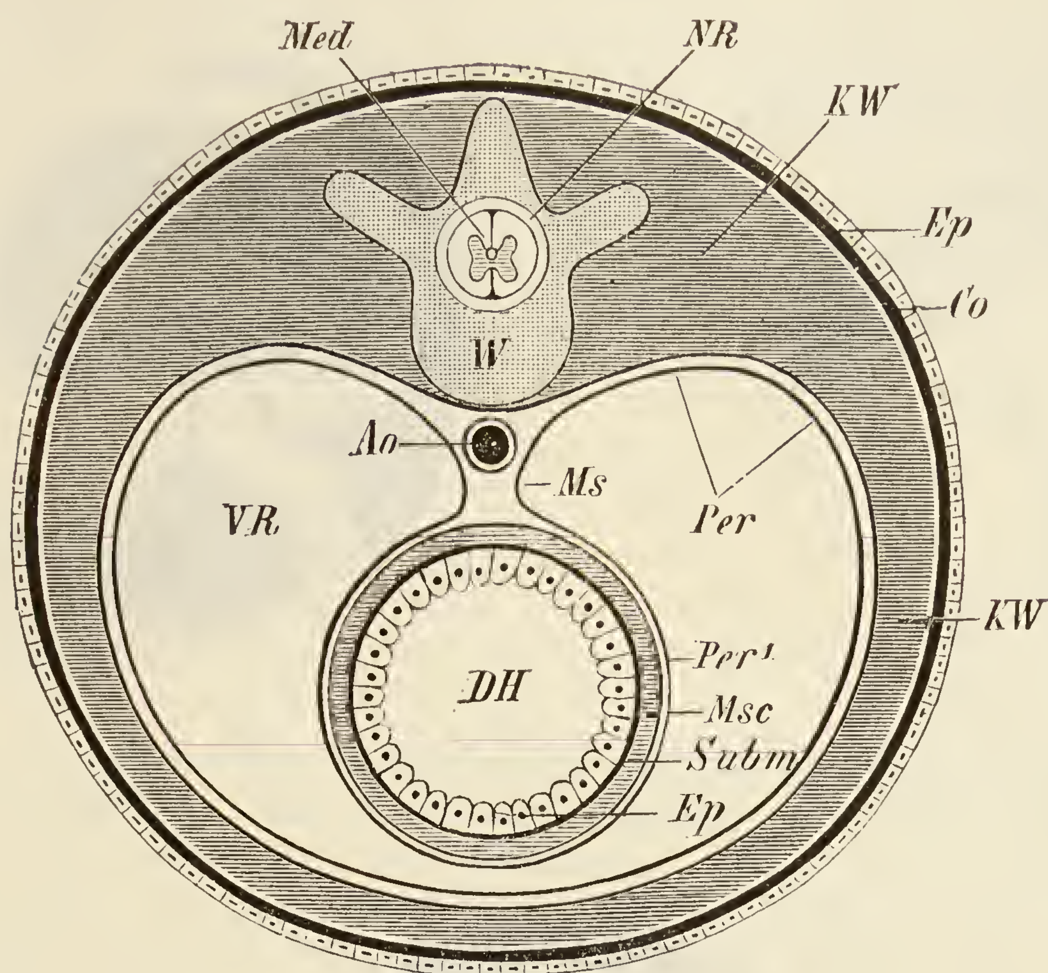


Fig. 359. Querschnitt durch den Wirbelthierkörper, schematisch. *W* Wirbelsäule, welche die Neuralröhre *NR* bildet. In dieser liegt das Rückenmark (*Med*) mit seiner peripheren, weissen und seiner centralen, grauen Substanz. *Ep* Epidermis, *Co* Corium oder Cutis, *KW* Körperwand (Somatopleura), *VR* Visceralröhre, vom Peritoneum (Serosa) *Per* ausgekleidet. Dieses sogenannte Peritoneum parietale erzeugt bei *Ms* (Mesenterium) eine in die Visceralröhre einspringende Falte, welche als Peritoneum viscerale (*Per*1) das Darmrohr umschliesst, *DH* Darmhöhle von einem Epithel *Ep* ausgekleidet. Auswärts davon liegt die Submucosa (*Subm*) und nach aussen von dieser die Muskulatur des Darmes (*Msc*). *Ao* Aorta.

und Seitenfalten vom übrigen Blastoderm immer schärfer abgrenzt und abhebt. Jene Falten schneiden nun immer tiefer ein und zeigen das Bestreben, sich im Mittelpunkt, d. h. in der späteren Nabelgegend, zu vereinigen. So kommt es zur Bildung eines anfangs sehr weiten, später aber immer enger werdenden Canales, wodurch das Darmrohr des Embryos mit dem Dotter in Communication steht (Ductus vitello-intestinalis) (Fig. 360—362 bei †).

Während also die dorsale Wand und die Seitenwände des embryonalen Darmes längst gebildet sind, ist er ventralwärts, d. h. gegen den Dotter zu, noch weit offen, ein Umstand, der seiner hohen physiologischen Bedeutung wegen wohl zu beachten ist. Hängt doch vom Offenbleiben dieser Nahrungspforte — denn als eine solche muss der Ductus vitello-intestinalis bezeichnet werden — sowie von dem einstweilen eingeleiteten Dotterkreislauf die ganze Existenz, die weitere Wachsthumsfähigkeit des Embryos ab.

Indem nun die Körperwände von den Seiten her immer mehr gegen jene Nahrungspforte heranwachsen, kommen sie schliesslich zu unmittelbarer Berührung und später zur Verwachsung. Dasselbe geschieht mit den Wänden des Darmrohres und zugleich wird das Dotter- oder das Nabelbläschen, wie man sein Homologon bei den Säugern bezeichnet, nachdem es zuvor in das Leibesinnere einbezogen oder abge-

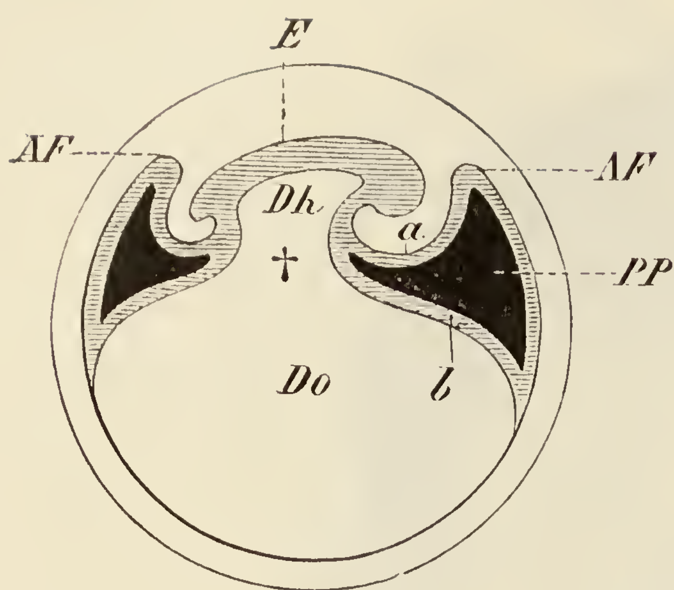


Fig. 360.

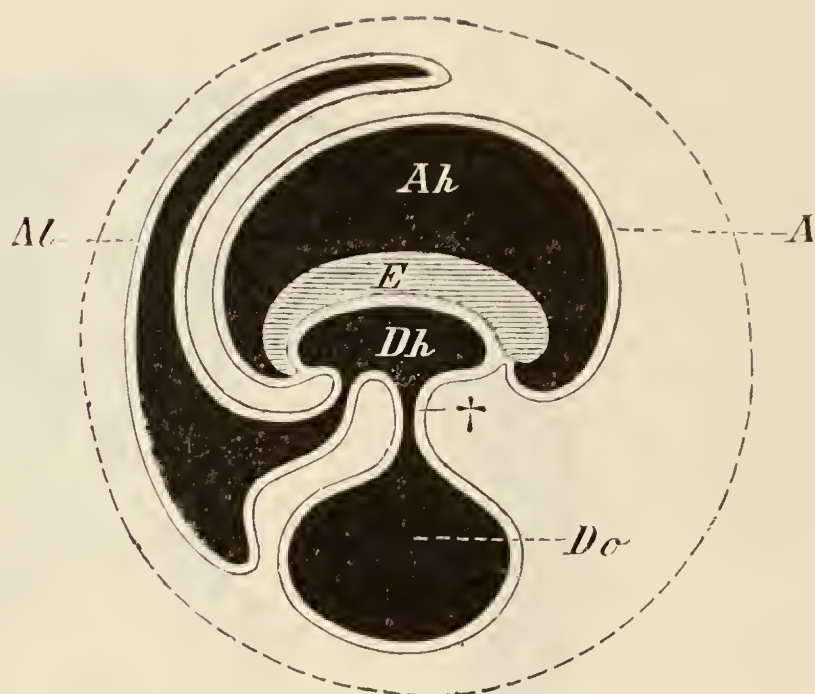


Fig. 361.

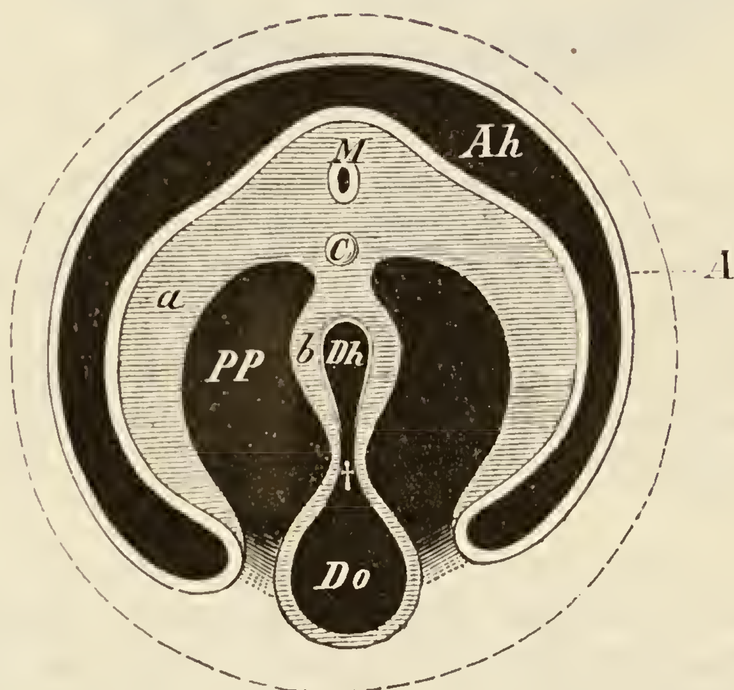


Fig. 362.

Fig. 360, 361, 362. Bildung des Körper- und Darmnabels. Schema. Fig. 360 und 361 stellen einen Längs-, Fig. 362 einen Querschnitt dar. *E* Embryo. *Dh* Darmhöhle, *Do* Dottersack, † Ductus vitello-intestinalis. *PP* Pleuro-peritoneal —, *Ah* Amnionhöhle, *AF* Amnionfalte, *A* Amnion, *Al* Allantois, *a* und *b* Somato- und Splanchnopleura, *M* Medulla spinalis, *C* Chorda dorsalis.

worfen worden ist, ganz oder zum grössten Theil resorbirt[1]). Bei manchen Thieren, zumal bei Vögeln, erhalten sich am Darm zeitlebens mehr oder weniger Spuren der früheren Eintrittsstelle des Ductus vitello-intestinalis (Darmnabel).

Nachdem sich so die Darm- und Leibeshöhle geschlossen haben, und sich der Embryo immer mehr in die Länge gestreckt hat, stellt das Darmrohr einen in der Längsachse des Körpers unter der Chorda gelegenen, fast ganz geraden Schlauch dar, der sich von der Kopfregion gegen das Schwanzende hin erstreckt (Fig. 364). Während aber sein Vorderende

1) Einen physiologischen Ersatz für den minimalen Dotter bildet bei Säugethieren die Allantois, die also hier nicht nur (wie dies bei den Sauropsiden der Fall ist) die Respiration, sondern auch die Ernährung vermittelt.

anfangs blind geschlossen ist, steht das Hinterende in früher embryonaler Zeit in der Gegend des ehemaligen Urmundes (Primitivrinne) mittelst des uns schon im Capitel über das Nervensystem bekannt gewordenen **Canalis neuro-entericus** mit dem Medullarrohr in Verbindung (Fig. 363, † u. 364, bei *ne*).

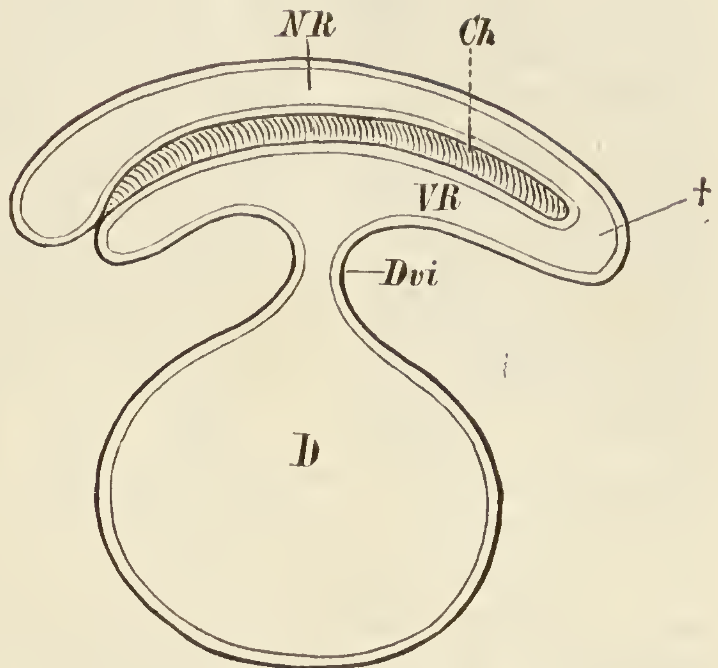


Fig. 363. *D* Dotterblase, *Dvi* Ductus vitello-intestinalis, *VR* Darmröhre, *NR* Rückenmarks- und Gehirnröhre, *Ch* Chorda, † Verbindungsgang zwischen Neural- und Darrmöhre (Ductus neuro-entericus). Das Ganze im Medianschnitt.

Jenes Hinterende des embryonalen Darmes entspricht jedoch nicht dem letzten Endstück des definitiven Darmes, sondern wird, weil es hinten von dem erst später sich bildenden After-, d. h. dem Caudaltheil, gelegen ist, mit dem Namen des postanalen oder **Schwanzdarmes** bezeichnet (Fig. 364, hinter *an*). Dieser erfährt bei Ichthyopsiden eine ungleich stärkere Entwicklung als bei höheren Vertebraten, geht jedoch hier wie dort im weiteren Verlauf der Entwicklung einer regressiven Metamorphose entgegen und verschwindet schliesslich ganz. Dasselbe gilt auch für den Ductus neuro-entericus, ein Beweis, dass wir beide Gebilde für Organe zu halten haben, die, wie so viele andere im thierischen Organismus, eine lange und sicherlich auch eine wichtige Geschichte hinter sich haben, deren Bedeutung aber in den heutigen Geschlechtern nicht mehr zum physiologischen Ausdruck kommt.

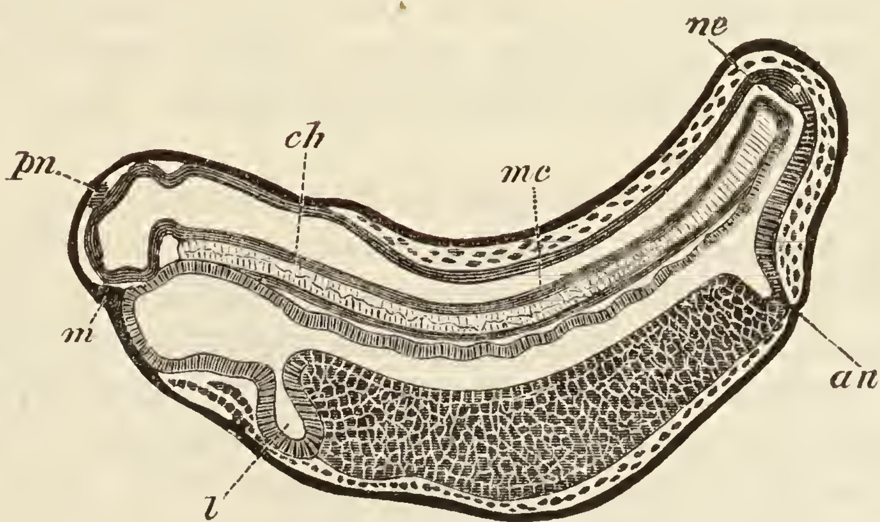


Fig. 364. Längsschnitt durch einen älteren *Bombinator*-Embryo. (Nach Götte).
m Mund, *an* After, *l* Leber, *ne* neuroenterischer Canal, *mc* Medullarrohr, *ch* Chorda, *pn* Zirbeldrüse.

Ist es zum Verschluss des Ductus neuro-entericus gekommen, so existirt eine, wenn auch nur kurz dauernde Periode, wo das Darmrohr hinten und vorne blind geschlossen endigt. Bald aber findet hier wie dort eine Einsenkung des Ektoderms in die Tiefe statt und

indem diese gegen das Darmlumen durchbricht, bilden sich jene Communications-Oeffnungen mit der Aussenwelt, die man mit **Mund** und **After** bezeichnet. Letzterer bildet sich also nicht aus dem Blastoporus hervor, sondern dieser verschwindet wahrscheinlich bei sämmtlichen Vertebraten, mit Ausnahme der Cyclostomen, spurlos. In der Nähe des Afters, bei dessen Bildung das sich ausbuchtende Entodermrohr im Gegensatz zur Mundbildung eine viel grössere Rolle spielt als das Ektoderm, erweitert sich der Enddarm zur sogenannten Cloake, einem Hohlraum, in welchen entweder zeitlebens (gewisse Fische, Amphibien, Reptilien, Vögel und Monotremen) oder nur während des Fötallebens (die weitaus grösste Zahl der Säuger) die Urogenitalgänge einer- sowie der Enddarm andererseits ausmünden.

Bei den Amnioten hängt die Entwicklung der Allantois insofern mit der Entwicklung des hintersten Darmabschnittes auf's Engste zusammen, als sie ein Divertikel des letzteren repräsentirt. Auf ihre speciellere Anlage und Bedeutung wird in dem Capitel über die Circulations- und Urogenitalorgane eingegangen werden.

Die Mundeinsenkung (Fig. 364, *m*) geschieht bei sämmtlichen Wirbelthieren an der ventralen Seite des Kopfes, unmittelbar unter der Hintergrenze des secundären Vorderhirnes. Die die primitive Mundbucht vom eigentlichen Darmanfang trennende Scheidewand verliert sich, abgesehen von Petromyzon, spurlos, während sich nun eine tiefere, theils vom äusseren, theils vom inneren Keimblatt ausgekleidete Mundhöhle bildet [1]).

Der vorderste Abschnitt des primitiven Darmrohres fungirt sowohl als **Nahrungsweg** als auch als **Athemhöhle**, und zwar beruht das Zustandekommen der letzteren auf folgenden zwei Einrichtungen. Es bildet sich eine Reihe hinter einander liegender taschenartiger Ausstülpungen der Schleimhaut, gegen welche sich das Ektoderm einsenkt, und welche schliesslich nach aussen durchbrechen. Zwischen den so gebildeten Oeffnungen liegen die uns vom Kopfskelet her bekannten Visceralbogen, in deren Bereich gewisse Einrichtungen des Gefässsystemes entstehen, mittelst deren das vorbeiströmende Wasser einem beständigen Gaswechsel unterworfen wird. Kurz, es kommt zur Entwicklung von **Kiemen.**

Wenn auch letztere nur bei Fischen, Dipnoërn und wasserlebenden (resp. bei Larven von) Amphibien eine physiologische Rolle spielen, so stellt doch auch bei höheren Wirbelthieren, ehe es bei ihnen (Chelonier, Crocodilier) zur Bildung eines eigentlichen Gaumens kommt, der hinter den Choanen liegende, grosse Abschnitt des Cavum oris et pharyngis einen gemeinsamen Luft- und Nahrungsweg dar (Fig. 365 ***B, C***).

Mit der Schaffung eines eigentlichen Gaumens nun scheidet sich bekanntlich die primitive Mundhöhle in ein oberes respiratorisches

1) Nach den Untersuchungen Dohrn's an Teleostier-Embryonen (Gobius, Hippocampus, Belone) entsteht die Mundspalte nicht sowohl durch eine Einsenkung des Ektoderms, als vielmehr, nach Analogie der Kiemenspalten, als eine divertikelartige, paarige Ausstülpung des Entoderms in der Richtung von innen nach aussen. Das die seitlichen Ausstülpungen verbindende solide Mittelstück soll erst später durchbrechen und der Vorderdarm sich anfangs noch über die seitlichen Mundspalten nach vorne zu fortsetzen. Letztere liegen somit anfänglich nicht vorne an der Spitze des Kopfes, sondern sogar diesseits der Augenblasen. — Jene Behauptung Dohrn's, dass die Mundspalte als eine den Kiemenspalten homologe Bildung zu betrachten sei, hat durch J. Beard's Studien über die Genese der Hautsinnesorgane (siehe diese) eine nicht unwesentliche Stütze erfahren.

und ein unteres nutritives Cavum oder in eine Nasen- und in eine secundäre oder definitive Mundhöhle. Allein diese Trennung ist auch bei den höheren Wirbelthieren, wie bei den Säugern (Fig. 365, C) keineswegs eine absolute, insofern in jenem zweiten Abschnitt des Vorderdarmes, den man mit dem Namen des Schlundkopfes (Pharynx) bezeichnet und der bei Säugethieren und Crocodiliern durch eine häutig-muskulöse Falte, d. h. durch den sogenannten weichen Gaumen von der Mundhöhle getrennt ist, Luft- und Nahrungsweg

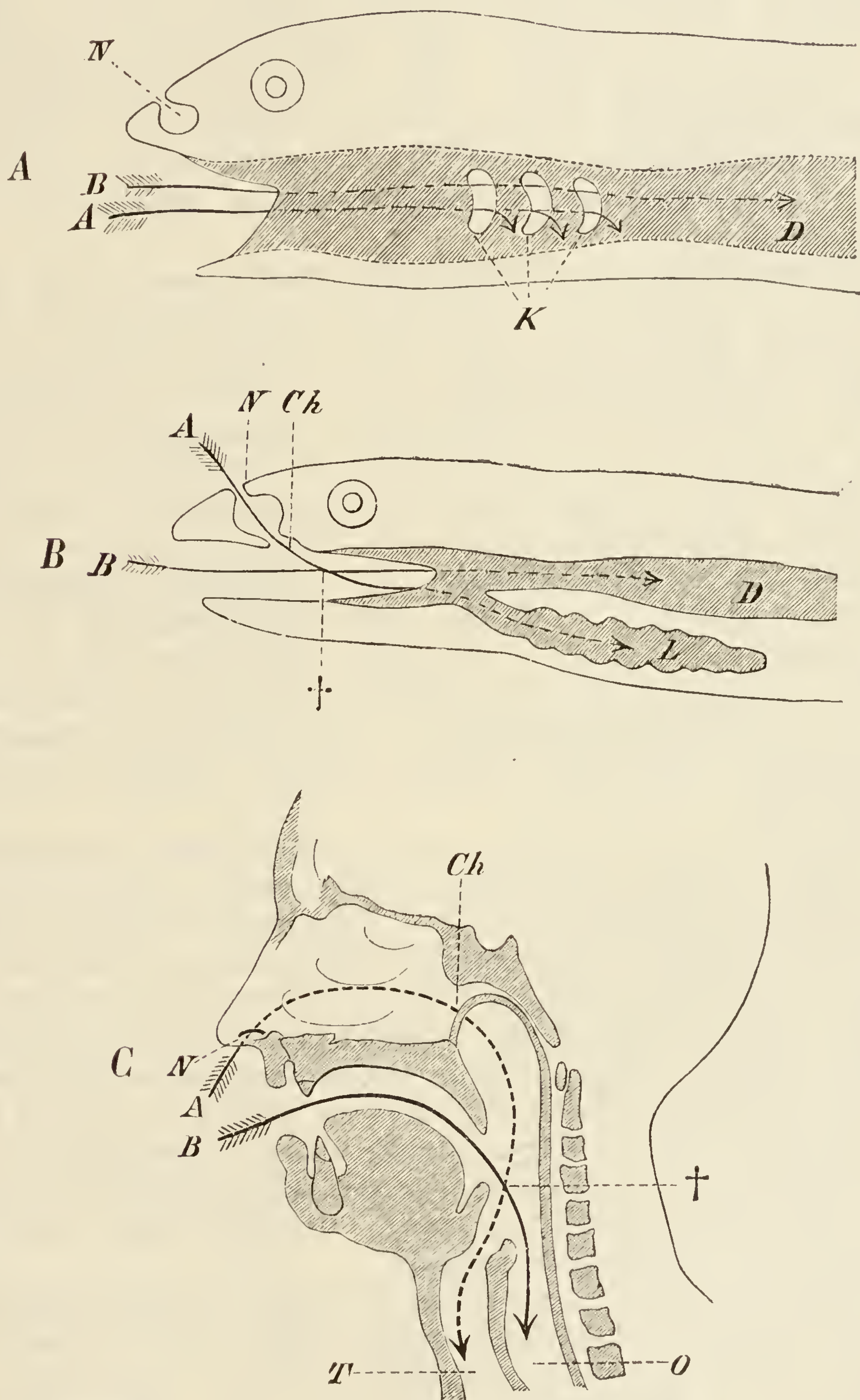


Fig. 365, *A—C*. Schematische Darstellung des Munddarmes der Fische (*A*), Amphibien, Reptilien (Vögel) (*B*), und Säuger (*C*).

N Eingang in die Nasenhöhle, *Ch* Choanen (hintere Nasenlöcher), *D* Darm, *K* Kiemenlöcher, *L* Lunge, *T* Trachea, *O* Oesophagus. Der mit *A* bezeichnete Pfeil deutet den Luft-, der mit *B* bezeichnete den Nahrungsweg an. Das † zeigt die Kreuzungsstelle beider an.

wieder eine Strecke weit gemeinsam sind. Erst vom Eingang in den Kehlkopf an sind und bleiben dann beide definitiv geschieden.

Weiter auf die Entwicklungsgeschichte des Darmrohrs einzugehen, ist hier nicht der Ort und ich werde mich darauf beschränken, der specielleren Betrachtung der einzelnen Thiergruppen folgendes übersichtliche Bild voranzuschicken.

Wie schon früher angedeutet, besteht die Darmwand im Wesentlichen aus vier Hauptschichten, einer äusseren Serosa, und einer darauf folgenden Muskelhaut, welch letztere sich im Allgemeinen aus einer äusseren Längs- und einer inneren Ringfaserschicht componirt (Fig. 359). Beide enthalten weitaus ihrer grössten Ausdehnung nach glatte Faserzellen, indem sich, abgesehen von seltenen Ausnahmen, die quergestreiften Elemente auf den Anfangstheil des Mund- und Vorderdarmes, sowie auf den Afterdarm beschränken.

Auf die Muskelhaut des Darmes folgt nach innen zu die aus fibrösem und adenoidem Gewebe bestehende Submucosa und auf diese endlich, die freie Begrenzung gegen das Darmlumen bildend, die Mucosa. Das dieselbe constituirende Epithel ist im Allgemeinen cylindrisch, mit oder ohne Flimmerhaare und sackt sich gegen die Submucosa herein zu Drüsen aus, die die specifischen Verdauungssäfte zu liefern haben. Ganz unter denselben genetischen Gesichtspunkt fallen auch jene Appendicularorgane des Darmes, die unter dem Namen der **Speichel-** und **Schleimdrüsen,** der **Glandula thyreoidea** und **Thymus,** der **Lungen,** der **Leber** und des **Pankreas,** der **Appendices pyloricae** etc. figuriren. Alle diese Organe entstehen vom Darmepithel aus nach dem Typus einer Drüse und treten secundär in Beziehung zu mesodermalen Elementen. Wir werden die genaueren Bildungsvorgänge im speciellen Abschnitt dieses Capitels zu betrachten haben (Fig. 366).

Nachdem sich das Darmrohr vom Dotterbläschen abgeschnürt hat, streckt es sich, wie wir oben schon gesehen haben, mit dem zunehmenden Wachsthum des Embryos in die Länge und verläuft anfangs als ein subchordal liegender, ganz gerader Schlauch von vorne nach hinten. Bald jedoch tritt in den meisten Fällen die Intensität des Körperwachsthums gegen diejenige das Darmwachsthums in den Hintergrund und in Folge dieser hieraus entspringenden Incongruenz muss sich der Darm, um in der Körperhöhle Platz zu finden, in Falten und Schlingen legen. Es ist dies um so nothwendiger, als die einstweilen zu grossem Umfang herangewachsenen Drüsenorgane, wie namentlich die in embryonaler Zeit sehr voluminöse Leber, ebenfalls einen grossen Theil des Leibesraumes in Anspruch nehmen.

Der ganze Tractus intestinalis lässt sich vom Mund an bis zum After in folgende Abschnitte zerlegen, die wir bei den einzelnen Thiergruppen nach der Reihe betrachten wollen: 1) In den **Vorderdarm,** 2) in den **Mitteldarm** und 3) in den **Hinterdarm.** Den Vorderdarm kann man noch einmal in vier Abschnitte theilen, nämlich in den Mund- oder Kopfdarm (Cavum oris), in den Schlundkopf (Pharynx), den Schlund oder die Speiseröhre (Oesophagus) und den Magen (Fig. 366).

Auch den Hinterdarm zerfällt man praktisch in einen Hinter-

darm im engeren Sinn, der dann dem Dickdarm des Menschen homolog wäre, und in einen End- oder Afterdarm. Diese Eintheilung ist auch aus dem Grunde empfehlenswerth, weil letzterer z. B. bei Ichthyopsiden den einzigen Repräsentanten des Hinterdarmes bildet.

Der Mitteldarm, dessen Anfangstheil (Duodenum) in engster Beziehung zur Leber und zur Bauchspeicheldrüse steht und der in der Regel weitaus den grössten Darmabschnitt ausmacht, reicht vom Ende des Magens bis zum Beginn des Hinterdarmes und wird hier wie dort häufig durch eine ringförmige Anhäufung der Muskulatur (Valvula pylorica und Valvula ileo-colica), in die auch die Muskulatur mit eingehen kann, scharf abgegrenzt.

Indem nun der Darm dadurch, dass er Schlingen bildet, mehr und mehr an Ausdehnung gewinnt, ist dies seitens seiner Schleimhaut noch in weit höherem Maasse der Fall. Sie beschränkt sich nämlich nur in den allerseltensten Fällen darauf, eine einfache, glatte Auskleidung des Lumens zu bilden. In der Regel erhebt sie sich zu den mannigfachsten Falten, Zotten und Papillen, die alle die wichtige Bestimmung haben, dem Darminhalt eine möglichste Contactwirkung mit der Mucosa zu garantiren, d. h. die verdauende Fläche zu vergrössern.

Das Verdauungsgeschäft wird nicht unwesentlich dadurch erleichtert, dass der Bissen schon in der Mundhöhle mit dem Secret der Speicheldrüsen vermischt und dass er zuvor zerkleinert wird. Beides beobachten wir übrigens erst von den Reptilien an aufwärts in der Thierreihe, ja ein eigentliches Zerkauen der Nahrung findet in der Regel erst bei den Säugethieren statt, obgleich bei gewissen Fischen, Schildkröten und Vögeln (Papageien), wo die harten, hornigen Kieferscheiden die Zähne ersetzen, schon etwas Aehnliches vorkommt.

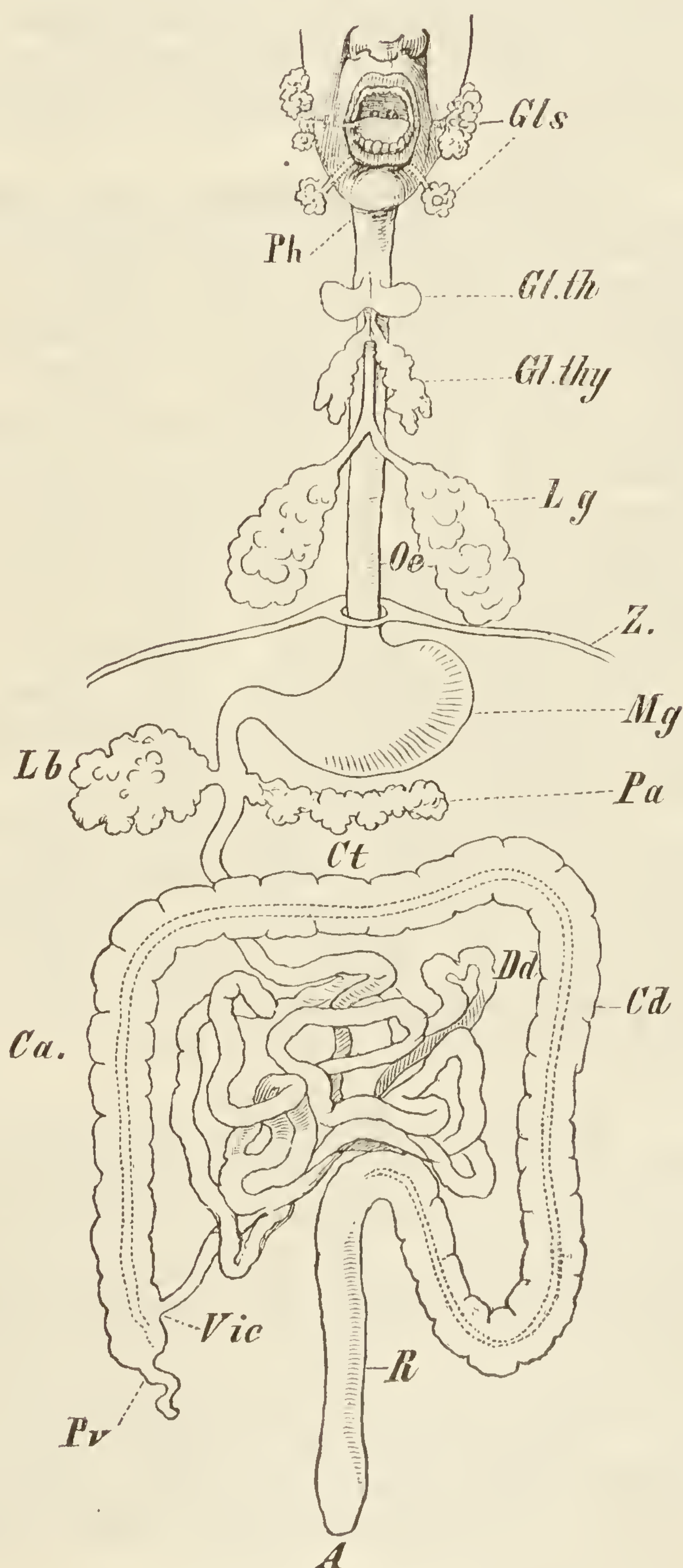


Fig. 366. Schematisches Uebersichtsbild über den gesammten Tractus intestinalis des Menschen. *Gls* Glandulae salivales, *Ph* Pharynx, *Gl.th* Glandula thyreoidea, *Gl.thy* Glandula thymus, *Lg* Lunge, *Oe* Oesophagus, *Z* Zwerchfell, *Mg* Magen, *Lb* Leber, *Pa* Pankreas, *Dd* Dünndarm (Mitteldarm), *Vic* Valvula ileo-colica, *Pv* Processus vermiformis, *Ca* Colon ascendens, *Ct* Colon transversum, *Cd* Colon descendens, *R* Rectum, *A* Anus.

Vorderdarm.

1) Munddarm.

a) Eingang der Mundhöhle.

Was den spaltförmigen, nahe am vorderen Körperende gelegenen Eingang zur Mundhöhle des **Amphioxus** betrifft, so wird er, wie ich schon früher ausgeführt habe, von einem, aus circa 12 einzelnen, kleinen Stückchen bestehenden Ring umgeben, von denen jedes einen Cirrhusstab trägt. Daher der alte Name des Amphioxus: Branchiostoma. Sie stehen unter der Herrschaft von Muskeln und über diesen liegt ein reiches, ganglienloses, weitmaschiges Nervennetz, von welchem Zweige zu den einzelnen Cirrhen laufen, um sich hier zu den früher schon geschilderten, mit Sinneszellen reichlich ausgestatteten Epidermispapillen zu begeben.

Bei den **Cyclostomen** liegt am Eingang der Mundhöhle ein von Hornzähnen ausgekleideter Knorpelring, mittelst dessen die parasitisch lebenden Thiere an einen Wirth sich ansaugen und sich einbohren können („Saugmäuler").[1]) Dadurch wird diese Fischgruppe bekanntlich sämmtlichen übrigen cranioten Wirbelthieren als den Kiefermäulern (Gnathostomen) gegenübergestellt. Bei den letzteren finden sich überall eigentliche **Kieferbildungen**, die unter der Herrschaft einer starken Muskulatur stehen und entweder nur in senkrechter Richtung, oder auch seitlich gegeneinander beweglich sind; letztere Bewegung, die man mit „Mahlen" bezeichnet, beruht im Wesentlichen auf der Wirkung der Musculi pterygoidei. In welch' naher Beziehung aber beide Bewegungen, die einfach kauende und die mahlende zur Differenzirung der Zahnformen stehen, soll weiter unten gezeigt werden.

Während sich nun, soviel bis jetzt bekannt ist, bei Anamnia in der die Kiefer umhüllenden Haut nur sehr ausnahmsweise (z. B. bei Dipnoërn)[2]) Muskeln entwickeln, bildet dies bei den Säugethieren die Regel. Die hier zum erstenmal auftretenden eigentlichen **Lippenbildungen** zeigen eine besonders starke Beweglichkeit bei Hufthieren und bei Primaten.

Die fleischigen Lippen der Säugethiere in Gemeinschaft mit den Backen sowie mit der beweglichen musculösen Zunge ermöglichen das Saugen und stehen auch in wichtiger Beziehung zur artikulirten Sprache des Menschen. Die Cetaceen und Monotremen sind die einzigen Säugethiere, welche der Lippenbildungen gänzlich entbehren; ja bei den Monotremen sind die Kieferränder, ähnlich wie bei Vögeln und Cheloniern, von einer Hornscheide bekleidet.

Den bei Säugern zwischen den Lippen und dem Kieferrand befindlichen Raum nennt man den Vorhof des Mundes (Vestibulum oris). In manchen Fällen sackt sich derselbe zu sogenannten Backen-

---

1) Ich habe schon in früheren Capiteln darauf aufmerksam gemacht, dass auch bei andern Wirbelthieren, wenn auch hier nur in der Larvenperiode, solche Saugvorrichtungen am Kopfe vorkommen, so z. B. bei Anuren und bei Lepidosteus.

2) Was die in den Lippen von Ceratodus vorhandenen Höhlen für eine Bedeutung haben, ist bis jetzt nicht klar.

taschen aus, die als Aufbewahrungsort für die Nahrung dienen (viele Affen und Nager).

b) Organe der Mundhöhle.

Die Organe der Mundhöhle zerfallen in drei Abtheilungen, welche die **Zähne**, die **Drüsen** und die **Zunge** in sich begreifen. Ich will mit der Betrachtung der ersteren beginnen und werde dabei ganz absehen von den Hornzähnen, beziehungsweise Hornscheiden, wie wir sie schon anlässlich der Betrachtung des Kopfskeletes bei Cyclostomen, Amphibien, Schildkröten, Vögeln und Schnabelthieren kennen gelernt haben. Alle diese Bildungen sind — darauf weisen jene Fälle hin, wo sich, wie wir dies bei Trionyx gesehen haben, in embryonaler Zeit noch echte Zähne anlegen — im Sinne einer regressiven Metamorphose aufzufassen.

Zähne.

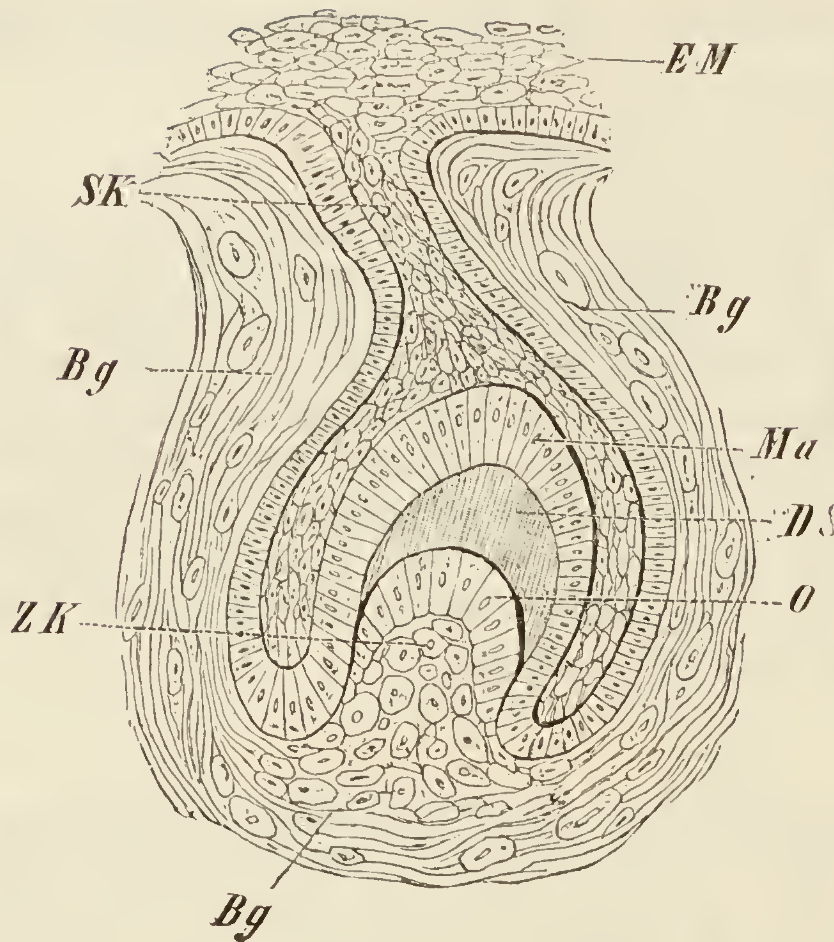
Die **Zähne** sämmtlicher Wirbelthiere sind in genetischer Beziehung auf das innere und mittlere Keimblatt zurückzuführen; doch ist dabei nicht zu vergessen, dass in manchen Fällen Zähne auf Theilen des Mundes getroffen werden, wo sie sich nur aus rein entodermalem Boden herausgebildet haben können[1]). Abgesehen von diesen Ausnahmefällen erfolgt die Zahnentwicklung auf folgende, bei sämmtlichen Wirbelthieren principiell gleiche Weise.

In jeder Kieferhälfte erstreckt sich in Folge einer Wucherung des Mundepithels ein gleichmässig fortlaufender, platter Fortsatz (Schmelzkeim: Kölliker) in die Tiefe und trifft hier auf kuppelartige Fortsätze des submucösen Bindegewebes, die man als Zahnkeime oder Zahnpapillen (Papillae dentium) bezeichnet. Letztere stülpen die untersten Schichten des Schmelzkeimes gegen die oberen ein, so dass jede von ihnen einen zweiblätterigen kappenartigen Ueberzug erhält. Die der Papille zunächst aufsitzende Schicht (Membrana adamantina) besteht aus einem prachtvollen Cylinderepithel und dieses grenzt an eine Lage schlanker, cylindrischer oder becherartiger Zahnbildungszellen (Odontoblasten). Indem nun diese rasch wuchern, verkalken und unter Abscheidung einer anfangs dünnen, bald aber dicker werdenden, harten Dentinschicht die Elfenbeinsubstanz des Zahnes liefern, hebt sich der Schmelzkeim, der jetzt seine Continuität eingebüsst und sich über jeder Zahnpapille, wie oben bemerkt, zu einer Schmelzkappe differenzirt hat, immer mehr ab und gewinnt zugleich an Ausdehnung (Fig. 367). Seine tiefe Cylinderzellenschicht wird zum definitiven Schmelz des Zahnes, während die mehr und mehr sich abplattenden Zellen der Aussenschicht das sogenannte Schmelzoberhäutchen bilden.

So entsteht die eigentliche Grundsubstanz des Zahnes, das Dentin oder Elfenbein aus den obersten Lagen der Zahnpapille, d. h. aus mesodermalem, die Schmelzsubstanz dagegen aus ektodermalem Gewebe.

---

1) Nach A. Dohrn entstehen bei Knochenfischen (Dohrn hat seine Untersuchungen an Gobius, Hippocampus und Belone angestellt) alle Gebilde der Mundhöhle, also auch Kiefer und Gaumenzähne, aus dem Entoderm, denn alle diese Organe sind bereits angelegt, ehe es zur Einsenkung des Ektoderms, d. h. ehe es zur Anlage einer Mundbucht im Sinne der übrigen Vertebraten kommt.



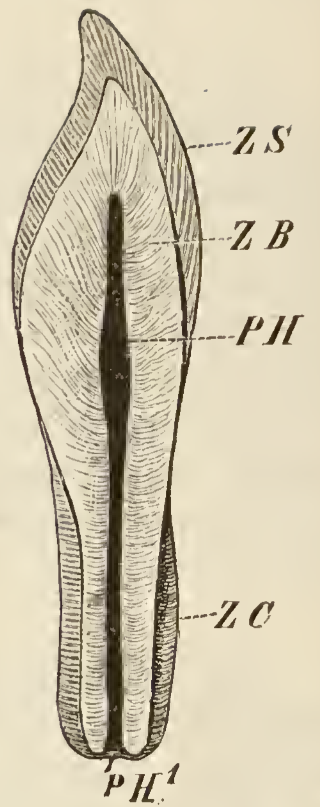


Fig. 367. Fig. 368.

Fig. 367. Entwicklung eines Zahnes.
EM Mundepithel, *SK* Schmelzkeim, *ZK* Zahnkeim, *Ma* Membrana adamantina, *O* Odontoblasten, *DS* Dentinschicht, *Bg*, *Bg* Bindegewebe, welches das Zahnsäckchen liefert.

Fig. 368. Längsschnitt durch einen Zahn, halbschematisch.
ZS Zahnschmelz, *ZB* Zahnbein (Elfenbeinsubstanz), *ZC* Zahncement, *PH*[1] Eingang in die Pulpahöhle *PH*.

Während dieser Vorgänge bleibt die innere gefäss- und nervenführende Masse der Zahnpapille als Pulpa übrig. Erst später entwickelt sich aus dem umgebenden Bindegewebe um den bereits fertig angelegten Keim und das Schmelzorgan das sogenannte Zahnsäckchen und noch viel später, d. h. erst, wenn die sogenannte Zahnkrone so ziemlich fertig ist, entsteht das Cement und die Zahnwurzel beziehungsweise der Zahnsockel. Dies geschieht dadurch, dass der Zahnkeim stark in die Länge wächst, so dass er der Dentinsubstanz Gelegenheit giebt, auf seine neu gebildeten Partieen überzugreifen und sie ebenfalls — aber ohne Betheiligung von Seiten des Schmelzorganes — zu überziehen (Fig. 368).

Der so mehr und mehr in die Höhe getriebene Zahn dringt nun gegen die obere Wand des Zahnsäckchens und das mit demselben verwachsene Zahnfleisch heran und kommt schliesslich zum Durchbruch. Während sich dann das umgebende Zahnfleisch eng um ihn zusammenzieht, legt sich der nicht durchbrochene Theil des Zahnsäckchens eng an seine Wurzel an, wird zum Periost der Alveole und sorgt für die Ablagerung des Cementes (Kölliker).

Bei der Ausbildung mehrerer Zahnwurzeln, die auf einer durch die Gefässe beherrschten Wanderung und Umordnung der Odontoblasten beruht (Aeby), kommt es zu einer Art von Spaltung des ursprünglich einfachen Zahnkeimes, doch kann hierauf nicht näher eingegangen werden.

So hätten wir also, um Alles noch einmal zusammenzufassen, an jedem Zahn zu unterscheiden: Krone und Wurzel und hinsichtlich

seiner Zusammensetzung 1) die Elfenbeinsubstanz, 2) den Schmelz mit dem Schmelzoberhäutchen, 3) die Cementsubstanz, 4) die Pulpahöhle mit Nerven und Gefässen (Fig. 368).

Was die Wiederergänzung der ausfallenden Zähne, wie sie bei den meisten Thieren das ganze Leben hindurch stattfindet, betrifft, so geht sie stets von der medialen Circumferenz des oben beschriebenen Schmelzkeimes aus und dasselbe gilt auch für die Entstehung der bleibenden Zähne der Säugethiere, nur dass die aus dem primären Schmelzkeime (Ersatzleiste: O. Hertwig) aussprossenden, secundären Schmelzkeime untereinander nicht zusammenhängen und jeder Keim nur mit seinem Säckchen in Verbindung steht (Kölliker).

Von dieser allgemeinen Regel jenes engen Connexes des Schmelzkeimes und des neu sich bildenden Zahnes machen einzig und allein die Knochenfische eine Ausnahme, indem bei ihnen mit jedem neu sich entwickelnden Zahn vom Mundepithel aus ein neues Schmelzorgan in die Tiefe wächst (Tomes).

Ehe wir uns nun zur Betrachtung des Gebisses der einzelnen Wirbelthierklassen wenden, müssen wir noch einen Augenblick bei dem **Zahnwechsel** verweilen.

Wie oben schon bemerkt, geht derselbe bei allen zahntragenden, unterhalb der Säugethiere stehenden Wirbelthieren das ganze Leben hindurch vor sich, eine Thatsache, die uns einen weiteren Beleg für die ausserordentliche Regenerationsfähigkeit der niedrigeren Thiertypen liefert. Unter denselben Gesichtspunkt fällt der „Zahnwechsel" der Säugethiere, bei welchen das erste Gebiss (Milchzahngebiss) durch ein zweites, reicher ausgebildetes ersetzt wird. Man spricht deshalb von einer zweiten Dentition, mit welcher auch in der Regel (eine dritte, auf einzelne Zähne beschränkte Dentition gehört zu den selteneren Ausnahmen) der Zahnwechsel ein für allemal sein Ende erreicht; ja sie erstreckt sich nicht einmal auf das ganze Gebiss, indem mehr oder weniger Zähne — meistens sind es die hinteren — nicht davon betroffen werden.

Da gewisse Säugethiere, wie z. B. die Cetaceen[1]) und Edentaten, welch' letztere auch des Zahnschmelzes entbehren, in der Regel überhaupt keinem Zahnwechsel unterliegen, so hat man diese als Monophyodonten den übrigen, als den Diphyodonten, gegenübergestellt. Erstere zeichnen sich durch gleichmässige Zahnformen aus, d. h. sie sind homodont. Letztere dagegen sind ihrem vielgestaltigen Zahncharakter gemäss heterodont.

Nach den Untersuchungen Leche's an Chiropteren kommen hier die bleibenden Zähne nach innen und vorne von den zugehörigen Milchzähnen zum Vorschein. Auf einer gewissen Entwicklungsstufe findet man beide fast vollständig nebeneinander (50 Zähne und darüber).

Bei Rhinolophus durchbrechen die Milchzähne das Zahnfleisch niemals; sie unterliegen noch vor der Geburt einer vollkommenen

---

1) Bei den Embryonen der Balaenen legen sich gegen 100 Zähne im Ober- und Unterkiefer an; sie werden aber bald abortiv und an ihre Stelle treten die aus einer Wucherung des Oberkiefer-Epithels hervorgehenden Barten. Diese bestehen aus parallel liegenden Hornplatten, in deren Basis von der Mucosa aus gefässreiche Fortsätze eindringen und so ihre Matrix verstellen.

Resorption und der Zahnwechsel erfolgt hier somit intrauterin.

Auch bei den Robben geht der Zahnwechsel ausserordentlich früh vor sich, d. h. bei den meisten auch noch vor der Geburt. Die Milchzähne treten also gar nicht in Thätigkeit. Daraus ist zu schliessen — und dies gilt auch bei Rhinolophus, — dass diese Thiere auf dem besten Wege sind, mit der Zeit jede Spur eines Milchgebisses zu verlieren.

Bei Nagern kommen alle möglichen Zustände des Milchgebisses vor, von einer Zahl, welche derjenigen der bleibenden Schneidezähne und Prämolaren gleich ist, wie bei den Kaninchen, bis zum vollständigen Fehlen des Milchgebisses. Dasselbe gilt für die Insectivoren, wo der Igel die ganze Reihe der Milchzähne besitzt, während bei den Spitzmäusen noch gar keine nachgewiesen worden sind. Bei allen Marsupialiern und dem Meerschweinchen wird nur ein (Molar-) Zahnpaar in jedem Kiefer gewechselt.

Während bei den Säugern in der Regel der allgemeine Charakter des ersten Gebisses im zweiten wiederkehrt, ist dies merkwürdigerweise bei den Chiropteren nicht der Fall; zwischen beiden Gebissen herrschen vielmehr typische Unterschiede. Die Zähne des bleibenden Gebisses zeigen nämlich eine scharfe Differenzirung in **Schneide-, Eck-, und Mahlzähne (heterodontes Gebiss),** das erste Gebiss dagegen hat einen durchaus einheitlichen Charakter, ist ein **homodontes Gebiss.** Das bleibende Gebiss zeigt bei verschiedenen Arten eine verschiedene Zusammensetzung, während das Milchgebiss durch seinen überall gleichartigen Charakter auf eine gemeinsame Urform hinweist und hier wie überall unter den Gesichtspunkt der rudimentären Organe fällt.

Der Zahnwechsel ist stets mit einem Resorptionsprocess verbunden, der entweder nur im Bereich des „Sockels" (Fische, Amphibien, die meisten Reptilien) beziehungsweise der Zahnwurzel Platz greift, oder der sich auch, wie bei allen Säugethieren, auf die knöchernen Scheidewände erstreckt, welche die Alveolen der bleibenden Zähne von denen der Milchzähne trennt. Dabei hebt der von unten nachdrängende, bleibende Zahn den überliegenden Milchzahn, dessen Wurzel schliesslich vollkommen aufgesaugt ist, mehr und mehr in die Höhe, bis dieser schliesslich ausfällt, um dem bleibenden Zahne Platz zu machen.

Auf den Zahnwechsel der niederen Wirbelthiere werde ich weiter unten zurückzukommen Gelegenheit haben.

Das Gebiss der Fische.

Ich habe schon bei der Beschreibung des Hautskeletes der Fische auf die hohe morphologische Bedeutung der im Integument sich findenden Hautzähnchen (Placoidschuppen) hingewiesen und dabei auf die nahen genetischen Beziehungen der Mucosa oris und der äusseren Bedeckungen aufmerksam gemacht. Die Hautzähne und die Zähne der Mundhöhle sind also, weil demselben Mutterboden entwachsen, homologe Bildungen und diese Uebereinstimmung prägt sich auch bei Selachiern nicht nur im histologischen Verhalten beider aus, sondern auch in ihrer Genese. Während sonst der Bildung der Zähne bekanntlich eine Einsenkung des Schmelzkeimes vorhergeht, ist dies bei den Selachierzähnen nicht der Fall, insofern diese sich durch Verknöcherung frei-

stehender Papillen der Schleimhaut entwickeln. Letzteres haben wir somit als den primitiveren Modus der Zahnentwickelung zu betrachten.

Wenn wir, und ich habe die grosse Tragweite dieses Satzes ebenfalls früher schon hinlänglich gewürdigt, erwägen, dass sich die Knochen von zahntragenden Platten ableiten lassen, so kann es uns nicht wundern, dass unter Umständen jeder die Mundhöhle begrenzende Knochen Zähne tragen kann. Während sie bei Selachiern nur in der Circumferenz der Mundspalte in vielen parallelen Reihen angeordnet getroffen werden [1]), können wir ihnen bei Knochenfischen und Ganoiden auf den Kieferknochen (Mandibulare, seltener auf dem Maxillare und Praemaxillare), den Gaumen-, Pflugschar- und Flügelbeinen, auf dem Parasphenoid, auf dem Zungenbein und den Kiemenbogen (Ossa pharyngea) begegnen (Salmoniden, Esox, manche Clupeïden). So starrt also nicht nur die Mund-, sondern auch die Rachenhöhle von Zähnen, die entweder gruppenweise, oder ein- oder mehrreihig neben einander liegen und die alle, oder doch der grössten Mehrzahl nach, nach hinten gerichtet und wohl auch zum Theil an ihrer Basis nach derselben Richtung hin umlegbar sind. Die Folge davon ist, dass die leicht hereingleitende Beute nach aussen nicht mehr entweichen kann, sondern von den hechelartig am Gaumen angeordneten Zähnen zurückgehalten wird. So sehen wir also, dass die Zähne der meisten Fische nicht auf den Angriff, sondern aufs Festhalten der gefassten Beute berechnet und als solche cylinder-, kegel- oder hakenförmig gestaltet sind; gleichwohl aber giebt es zahlreiche Ausnahmen von dieser Regel, wie die hohe Differenzirung beweist, welche die Zähne bei manchen Fischen in formeller Beziehung eingehen. So zeigt uns z. B. das Gebiss von Scarus [2]) und der Sarginae mit ihren meiselförmigen, an Schneidezähne erinnernden Vorderzähnen des Zwischen- und Unterkiefers viele Aehnlichkeit mit demjenigen mancher Säugethiere, oder finden wir bei Andern die Kieferränder, sowie die Mundhöhle mit niedrigen, abgerundeten, auf das Zerquetschen der Nahrung berechneten Zähnen wie ausgepflastert (Cestracion, Rajae, Chrysophrys). Wieder in anderen Fällen trifft man haarartig feine, borstenartige Zähne (Chaetodonten) oder sind die Kiefer mit ausserordentlich langen, säbelartig geformten Zähnen ausgerüstet (Chauliodus), kurz es herrscht im Fischgebiss [3]) eine ausserordentliche, oft nach Alter und Geschlecht schwankende Vielgestaltigkeit, aber trotzdem macht sich genetisch wie histologisch ein durchaus einheitlicher Charakter bemerkbar. Ich will mich deshalb darauf beschränken, den feineren Bau eines Zahnes aus dem Unterkiefer des Hechtes zu beschreiben, wie er namentlich durch die Untersuchungen Sternfeld's bekannt geworden ist.

---

1) Welch ungeheuere Grösse manche Selachier der Vorzeit besessen haben müssen, kann man daraus ersehen, dass mir vor einigen Jahren ein Haifischzahn aus dem Tertiär Amerika's in die Hände kam, der an seiner Basisbreite 9 und in seiner grössten Länge beinahe 12 Cent. misst.

2) M. Sagemehl hat darauf hingewiesen, dass bei den Scarinen die mit den Kiefern abgebissene Nahrung in taschenartige Ausbuchtungen der Pharyngealschleimhaut geräth, um dann später von den dafür extra eingerichteten Pharyngealzähnen fein zerrieben zu werden. Somit kann man, wie dies Aristoteles schon gethan, von einer Art „Wiederkäuen" der Fische reden.

3) Es giebt auch, abgesehen von Amphioxus und den Petromyzonten, nicht wenige Fische, die der Zähne vollständig ermangeln (Acipenser, Lophobranchier, die Salmonidengattung Coregonus etc.), was im Sinne einer Rückbildung zu deuten ist, da bei manchen von ihnen in embryonaler Zeit Zähne angelegt werden, die jedoch später wieder verloren gehen.

Zunächst unterscheidet man ein dickes, stumpf-conisches Sockelstück aus porösem Bindegewebsknochen, ohne Knochenkörperchen, aber von zahlreichen, gefässführenden, von Endothel ausgekleideten Havers'schen Canälen durchzogen. Dasselbe ist, obgleich mit dem Knochen ankylotisch verbunden, doch durch eine scharfe Grenze von ihm abgesetzt.

An der der Mundhöhle zu schauenden Seite der Basis des Sockelstückes, genau da, wo letzteres früher mit der Mandibel durch Bindegewebe verlöthet ist[1]), dringt ein Canal herein und dieser reicht bis zur Mitte des Sockelstückes, wo er blind endigt. Die von ihm eingeschlossenen Nerven und Gefässe erstrecken sich sowohl in den Zahn als in den Knochen des Unterkiefers hinein, so dass also diese beiden in offener Communication stehen.

An der Zahnkrone unterscheidet man eine stark vascularisirte, in ihrer Struktur zwischen Dentin und Faserknochen die Mitte haltende Achsensubstanz (Vasodentin), welche von aussen her von eigentlichem Dentin mantelartig umhüllt wird. Letzteres enthält leicht wellig verlaufende Zahnröhrchen. Als äusserste Schicht der Zahnkrone figurirt der hier aus zwei Schichten bestehende Schmelz und das Schmelzoberhäutchen.

Ueber die Zahnbewaffnung der Dipnoër vergl. das Kopfskelet.

Das Gebiss der Amphibien.

Hier tritt im Gegensatz zu der überreichen Bezahnung des Fischschädels eine bedeutende Beschränkung in der Zahl der Zähne auf und zugleich macht sich in ihrer Form ein durchaus einheitlicher Charakter bemerkbar.

Der Amphibienzahn (Fig. 369, ***A***, ***B***) ist von schlanker, kegelförmiger Gestalt, entweder gerade gestreckt oder, was die Regel bildet, mit seinem oberen Theile nach der Tiefe der Mundhöhle zu nach rückwärts gebogen.

Die Oberfläche des Kegels ist zart gerieft, besitzt also eine Sculptur, wie sie uns auch bei vielen fossilen Formen, sowie an manchen Reptilienzähnen begegnet.

An jedem Zahnkegel kann man ein oberes, aus Dentin und Schmelz und ein unteres, aus echtem Zahncement bestehendes Stück unterscheiden, welche Leydig Zahnkrone und Zahnsockel benannt hat (Fig. 369, ***A***, ***B*** bei *ZK* und *ZS*). An getrockneten oder mit Natronlauge behandelten Zähnen sind beide durch eine Ringfurche *(RF)* scharf von einander abgegrenzt. Es beruht dies darauf, dass an dieser Stelle eine ringförmige Partie des Zahnkegels unverkalkt ist und indem diese, nach der oben angegebenen Behandlungsweise, schrumpft, bedingt sie jene ringförmige Einschnürung. In diesem Verhalten existiren übrigens grosse, nach dem Alter des Zahnes sich richtende Verschiedenheiten, indem, je älter die Zähne werden, um so mehr die Verkalkungszonen aneinander rücken, so dass sie endlich vollkommen mit einander verschmelzen können (O. Hertwig).

Bei allen unseren einheimischen **Anuren** und **Urodelen** läuft die

---

1) Eine solche nur durch die Schleimhaut und durch fibröses Gewebe vermittelte Anheftung der Zähne erhält sich häufig zeitlebens (Selachier) und darauf beruht auch die oben erwähnte Umlegbarkeit der Parasphenoidzähne z. B. bei Esox lucius, Lophius piscatorius und Merlucius. In Alveolen eingekeilte Fischzähne sind selten.

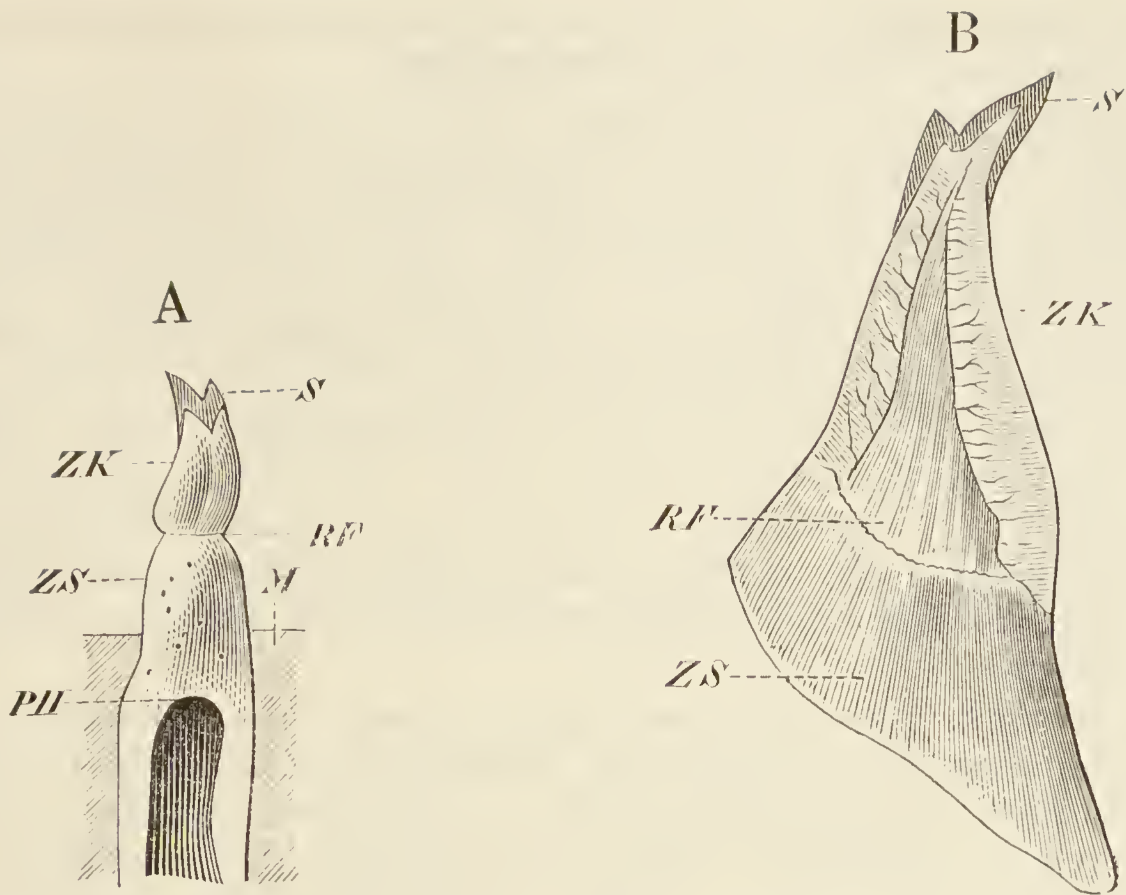


Fig. 369. *A* Zahn aus dem Oberkiefer des Frosches, getrocknet, *B* Zahn von Salamandra atra.
ZK Zahnkrone, *ZS* Zahnsockel, *RF* Ringfurche, *S* Zahnspitze, von Schmelz überzogen. *PH* Pulpahöhle, *M* Maxilla.

Zahnkrone in zwei ungleich lange Spitzen aus. Die längere, die direkte Fortsetzung des Kegels bildende Spitze, ist der Mundhöhle zugekrümmt, während die kürzere an der Aussenseite ihrer Basis höckerartig entspringt und somit tiefer gelegen ist.

Diese doppelzinkige Form ist der einspitzigen gegenüber, wie sie sich bei den Zähnen des Vomer, Palatinum und Operculare vom Axolotl, sowie bei allen Zähnen der Ichthyoden, Derotremen und Gymnophionen findet, als die weiter abgeänderte und angepasste Form zu erklären (O. Hertwig).

Was die Art der Befestigung der Zähne an den unterliegenden Knochen betrifft, so ist sie eine doppelte, je nachdem die Zähne vielreihig, hechelförmig oder einreihig stehen. Im letzteren Falle, der sich auf den Ober- und Unterkiefer bezieht, ist der Zahnsockel auf einer, an der Innenseite des Knochens befindlichen Leiste (Processus dentalis) festgewachsen und an der Basis derselben befindet sich eine grosse Oeffnung zum Durchtritt der Pulpa. Die zwischen Zahnsockel und Zahnleiste auf Sagittalschnitten stets deutlich nachweisbare Grenze hat O. Hertwig mit dem Namen der Nahtlinie bezeichnet. Ferner hat derselbe Autor aufs Ueberzeugendste nachgewiesen, dass jene Zahnleiste aus einer Verschmelzung und Ansammlung nicht resorbirter Zahntheile hervorgegangen sein muss, eine Thatsache, die aus der Art der Befestigung der mehrreihig oder hechelförmig stehenden Zähne zu erschliessen ist. Es finden sich nämlich in der Schleimhaut eingesenkte, poröse, oft wie angenagt aussehende Knochenstreifen resp. -Platten, welche sowohl die Basen der Zähne untereinander, als auch mit dem Skeletknochen verbinden und die aus Cementsubstanz bestehen. Jeder Zahn sitzt auf einer Art von Ringwall fest und jene unterliegenden Knochenstreifen und -Platten sind nachweislich aus verschmolzenen Zahnsockeln hervorgegangen. Denkt man sich nun diese den unterliegenden Knochen, also dem Palatinum, Vomer und Para-

sphenoid angewachsen, so existirt kein Unterschied mehr zwischen ihnen und dem Processus dentalis der Kieferknochen.

Sämmtliche Zähne der Amphibien liegen so tief in der Schleimhaut versteckt, d. h. sind der Art von Epithelhülsen, beziehungsweise von bindegewebigen Lamellen eingescheidet, dass bei Betrachtung eines unversehrten Amphibienkopfes nur ihre äussersten Spitzchen aus dem Epithel hervorragen (Urodelen). So sind sie häufig leichter durch das Gefühl als durch das Gesicht nachzuweisen. Bei Amphibien ist der Zahnersatz, wie bei Fischen, ein unbeschränkter, eine Thatsache, die oben schon zur Sprache kam und eben dort wurde auch der Modus der Ersatzbildung besprochen. Ich habe hier nur noch beizufügen, dass die Lagebeziehungen der fertigen und nachwachsenden Zähne bei Amphibien nicht der Art sind, dass erstere von den letzteren abgestossen werden könnten.

Der ungemein lebhafte Wiederersatz hängt hier vielmehr von der raschen Abnutzung der in Gebrauch befindlichen Zähne ab (O. Hertwig).

Was endlich die Vertheilung der Zähne betrifft, so giebt es Amphibienarten, bei denen fast jeder Knochen der Mundhöhle Zähne trägt, wie gewisse Gattungen der Urodelen (Spelerpes). Hier kann z. B. die Unterfläche des Parasphenoids zum grössten Theil von einer förmlichen Zahnbürste überzogen sein, ein Umstand, der im Sinne eines alten Erbstückes von den Fischen her zu betrachten ist (Fig. 370).

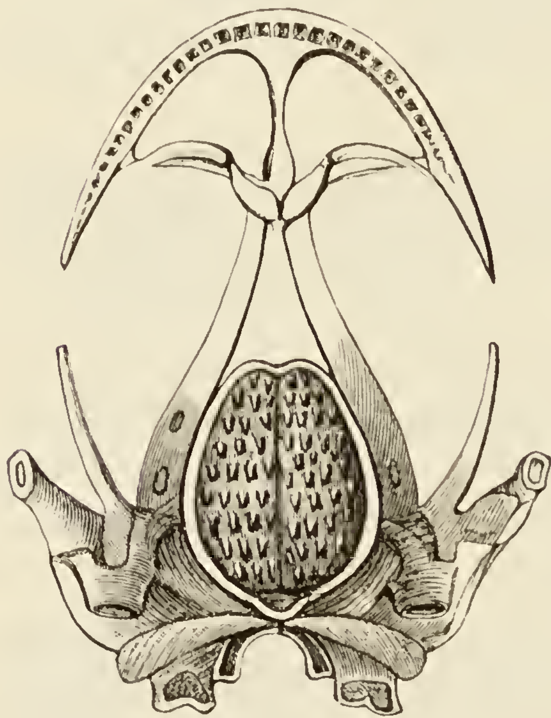


Fig. 370. Schädel von Batrachoseps attenuatus, Ventralseite mit den Parasphenoidzähnen.

Eine ähnliche Zahnstellung findet sich auch an dem Vomer und dem Palatinum von Siren lacertina, sowie an denselben Knochen sämmtlicher Salamandrinenlarven. Stärker als alle diese Zähne sind diejenigen der Kieferränder (besonders bei Amphiuma und Anaides lugubris) entwickelt und diese sehen wir ja auch bei den höheren Wirbelthieren eine immer grössere Bedeutung gewinnen, während die Parasphenoidzähne schon in der Reihe der Amphibien nur noch die Ausnahme bilden und sich bei Reptilien nicht einmal mehr entwicklungsgeschichtlich repetiren.

Bei den Larven der Salamandrinen sowie bei Proteus ist auch das Operculare bezahnt.

Bei den **Gymnophionen** trägt der Vomer, das Palatinum, das Maxillare, Praemaxillare und das Mandibulare Zähne und zwar können dieselben eine viel grössere Stärke erreichen, als bei den übrigen, heute lebenden Amphibien. Dies gilt in erster Linie für Siphonops annulatus und Epicrium glutinosum, bei welch' letzterem auf dem Unterkiefer zwei Zahnreihen vorkommen, wovon die eine, welche nach innen zu liegt, ganz ähnlich, wie bei vielen Selachiern, ihre Zähne mundhöhlenwärts richtet.

Im sonstigen Bau stimmen die Zähne der Gymnophionen mit

denjenigen der übrigen Amphibien vollständig überein, doch sind sie nicht zwei-, sondern nur einspitzig.

Bei den ungeschwänzten Amphibien trägt in der Regel nur der Ober- und Zwischenkiefer, sowie der Vomer Zähne; nur sehr ausnahmsweise kann auch das Palatinum und der Unterkiefer Zähne tragen (Hemiphractus). Die bei Anuren vorkommenden Differenzen bezüglich der Vertheilung der Zähne auf den einzelnen Knochen sind sehr bedeutend, ja es kommen z. B. auch gänzlich zahnlose Formen (Bufo, Pipa) vor oder fehlen die Zähne auf dem Vomer (Ceratophrys) etc. etc.

Bei den Larvenformen der Anuren finden sich Hornkiefer und Hornzähne allgemein verbreitet und in ihrer Anwesenheit liegt wohl auch der Grund für das ontogenetisch späte Erscheinen der Zähne in dieser Amphibiengruppe.

Damit stimmt auch der Befund von Siren lacertina[1]), deren Kieferränder zeitlebens von Hornscheiden bekleidet sind, so dass hier die Bildung der Kieferzähne für immer unterdrückt bleibt.

Was endlich die Zähne der fossilen Amphibien anbelangt, so treffen wir hier sowohl nach Grösse als nach Form eine viel reichere Ausgestaltung, als bei den heutigen Vertretern dieser Thierklasse.

Am besten bekannt geworden sind die Zähne der Labyrinthodonten, jenes triassischen Thiergeschlechtes, welches seinen Namen eben der eigenthümlichen Structur seiner Zähne verdankt. Betrachtet man den Querschliff eines solchen Zahnes (Fig. 371), so sieht man eine wellenförmige Anordnung des Dentins und eine Anordnung der Zahncanälchen rings um die erweiterten Pulpafortsätze.

So besteht eigentlich der ganze Zahn aus einer Menge von Dentin- oder Zahnsystemen, eine Eigenthümlichkeit, für deren Verständniss wir den Schlüssel in den Zähnen von Lepidosteus und Varanus finden. Auch Myliobates zeigt dieselben Verhältnisse. Hier wie dort liegt das Dentin gewissermaassen in Falten und die Pulpa besteht aus einer Anzahl von Säulen, von denen jede einzeln eine Achse bildet, von welcher ein System von Zahncanälchen ausstrahlt (Tomes).

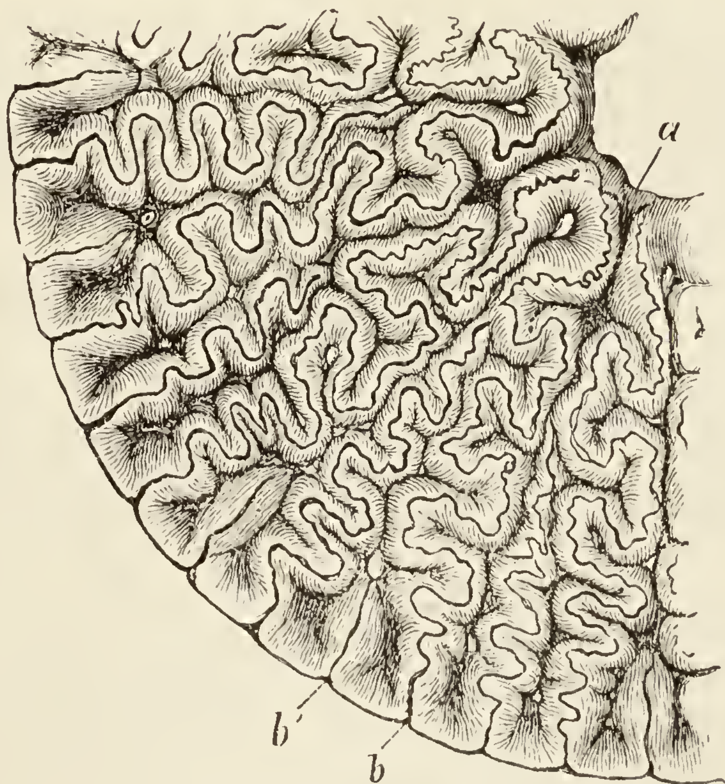


Fig. 371. Querschnitt aus einem Zahn des Labyrinthodon, nach Owen. Bei *a* ist die Pulpakammer, *b* markirt die Grenzlinien zwischen dem System von Zahncanälchen, die zu einem Pulpafortsatz gehören. Früher glaubte man, diese Grenzlinien seien mit Cement ausgefüllt.

1) Auch auf den Lippen der Dipnoër kommen Hornbildungen vor und auch die Petromyzonten gehören dahin.

Das Gebiss der Reptilien.

Mit der zunehmenden Festigkeit und Solidität des Kopfskelets geht bei **Reptilien** eine stärkere Ausbildung und da und dort auch eine reichere Differenzirung des Gebisses Hand in Hand.

Was zunächst die Befestigung der Zähne an den Kiefern anbelangt, so handelt es sich dabei um einen dreifachen Modus. Entweder sind die Zähne mit der äusseren Circumferenz ihrer Basis der Innenfläche des Kiefers angewachsen und liegen hier in einer medianwärts offenen Halbrinne (pleurodonte Saurier), oder erscheinen sie dem oberen, freien Kieferrand aufgewachsen (acrodonte Saurier, Fig. 372, *A*, *b*), oder endlich stecken sie in Alveolen (Fig. 372, *A*, *c*), wie bei Ascalaboten, Crocodiliern und den meisten fossilen Reptilien und Flugsauriern (thecodonte Reptilien).

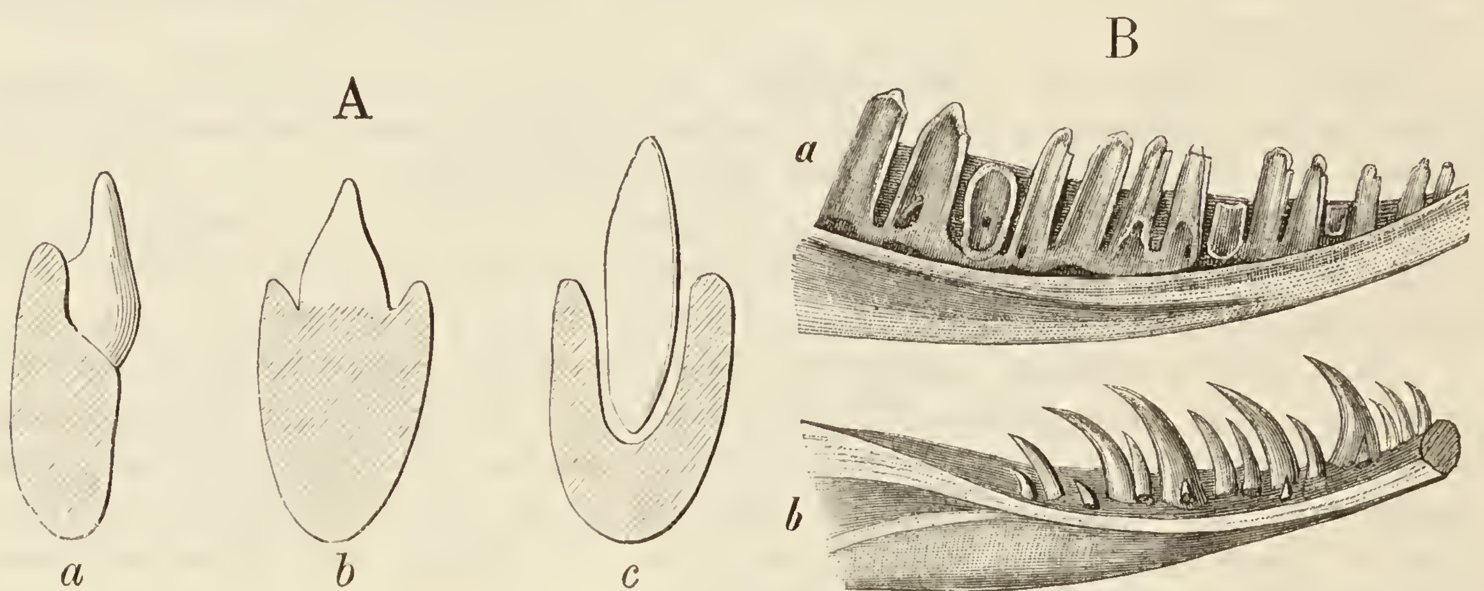


Fig. 372. *A* Drei Schemata für pleurodonte (a), acrodonte (b) und thecodonte (c) Saurier.
B *a* Unterkiefer von Lacerta vivipara, *b* von Anguis fragilis. Beide nach Leydig.

Zu den pleurodonten Sauriern (Fig. 372, *A*, *a*), bei welchen also gewissermaassen nur halbe Alveolen existiren, indem die mediale Circumferenz des Zahnes vom Kieferknochen nicht umschlossen wird, gehören die meisten Lacertilier, Scinke, Amphisbänen, Chamäleonten u. a.

Zähne können sich finden auf sämmtlichen Kieferknochen, sowie auf den Knochen des Gaumenapparates. Bei Anguis fragilis, Amphisbaenen, Chamaeleonten, allen Monitoren und zahlreichen pleurodonten Iguanen, den Ascalaboten, Ameivae, Varani, sowie sämmtlichen Crocodiliern fehlen die Gaumenzähne und bei allen diesen sind nur die Kiefer bezahnt.

Genauere Kenntniss über das Zahnsystem von Lacerta und Anguis verdanken wir Leydig. Nach diesem Autor sitzen bei Lacerta die kleinsten Zähne im Zwischenkiefer, die längsten in der Mitte des Ober- und Unterkiefers und auch die mittleren Gaumenzähne sind grösser als die vorderen und hinteren. Alle Zähne sind zweispitzig und zwar sind die beiden Spitzen, ganz ähnlich wie wir dies auch bei den Amphibien constatiren konnten, von sehr ungleicher Grösse.

Dabei sind die Zähne tief ins Mundepithel eingesenkt und an ihrer Aussenfläche längsgestreift, ähnlich wie bei ausgestorbenen Reptilien und wie bei Amphibien.

Die Zahnhöhlen communiciren mit den Markräumen der Knochen, welchen sie an- oder aufsitzen. An ihrem Grund, gegen die Mundhöhle zu steht ein junger (Ersatz-) Zahn, welcher als Glied einer zweiten Zahnreihe figurirt.

Indem nun die mediale Circumferenz der Basis des älteren Zahnes eine mehr und mehr sich vertiefende Oeffnung bekommt, wächst der junge Zahn in sie hinein und stösst den andern ab.

Bei Anguis fragilis ist der einzelne Zahn einspitzig und hackenförmig nach rückwärts gekrümmt; er sitzt nach unten auf einer Art von Sockel, der aus Cement besteht und immer durch eine deutliche Nahtlinie von der eigentlichen Zahnkrone abgesetzt ist. So ist hier der Zahn entschieden lockerer befestigt, als bei Lacerta und auch die Ersatzzähne sind bei Anguis beweglich angeordnet.

Ein sehr eigenthümlicher Zahn kommt den Embryonen der Eidechsen[1]), Blindschleichen und Nattern zu. Er sitzt genau in der Mittellinie des Zwischenkiefers und übertrifft die ihn umgebenden Zähne des Zwischenkiefers (Fig. 373, *a*) bedeutend an Grösse, ragt weit hervor, steht wagrecht zur Schnauze und ist dorsalwärts concav (Fig. 373, *b*). Seine Spitze ist breit, schaufelförmig und besitzt eine weite Pulpahöhle. Bei Anguis ist er kleiner als bei Lacerta, dient zur Eröffnung der Eischale und wird deshalb Eizahn genannt. In physiologischer Parallele zu ihm steht deshalb der an der Schnabelspitze sich entwickelnde Hornhöcker der Vogelembryonen.

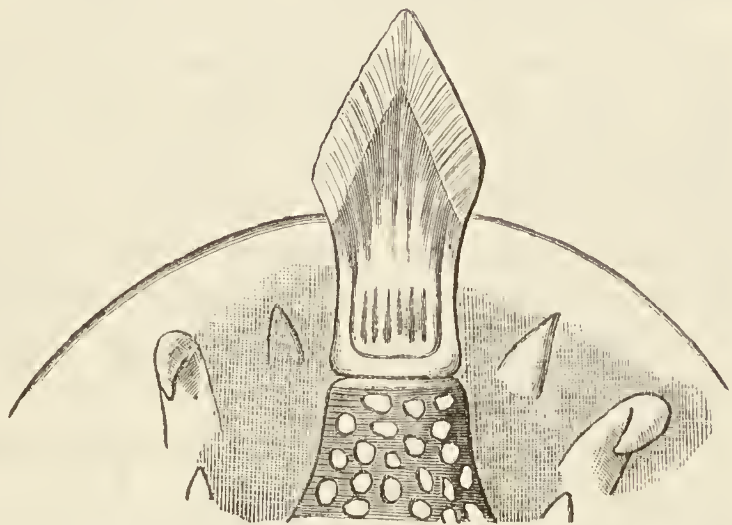


Fig. 373. Rand der Schnauzenspitze eines Embryos von Lacerta vivipara, nach Leydig. *a* gewöhnliche Zähne des Zwischenkiefers, *b* Eizahn.

Ein sehr merkwürdiges Gebiss besitzt Hatteria. Im Zwischenkiefer stecken zwei eingekerbte Schneidezähne nach Art derjenigen der Nager und jede Mandibularhälfte trägt einen Hundszahn. Einer ähnlichen Differenzirung in verschiedene Zahnformen begegnen wir auch bei Uromastix spinipes, bei Agamen und dem fossilen Rhynchosaurus. Ja bei gewissen, von Owen beschriebenen Riesensauriern aus Südafrika finden sich sogar Gebisse von der Zahnformel der Säugethiere. So besitzt die Ordnung der Theriodontia (Owen) ein vollkommen carnivores Gebiss mit Schneide-, mit oft monströsen Reiss- und mit Molarzähnen[2]); dabei kreuzt der Reisszahn des Unterkiefers, wie bei Säugern, den oberen an der Vorderseite. Zugleich finden sich am Schädel deutliche Spuren einer früher vorhandenen mächtigen Kaumuskulatur, so dass man an die Gattung Felis und Hyaena erinnert wird. Das Genus Scalposaurus und Procolophon besass ein Gebiss von Insectivoren-Character. Andere dieser fossilen Saurier hatten ein herbivores Gebiss und wieder andere (Anomodontia) entbehrten der Zähne vollständig oder waren diese auf ein einziges Paar riesiger Fangzähne beschränkt.

---

1) Er findet sich auch bei Lacerta vivipara.

2) Das Genus Galeosaurus z. B. besass 6 Schneidezähne im Zwischenkiefer, ein Paar mächtiger Reisszähne und eine grössere Anzahl Molarzähne.

Die Bezahnung der Ophidier (vergl. das Kopfskelet) ist im Allgemeinen eine sehr gleichmässige, richtet sich aber bezüglich ihrer Vertheilung in der Mundhöhle nach der giftigen und nicht giftigen Eigenschaft der betreffenden Schlange. Während wir nämlich im letzteren Falle den Unter- und Oberkiefer, sowie das Gaumen- und Flügelbein mit Zähnen besetzt finden, ist dies bei Giftschlangen nur bei dem Ober- und Unterkiefer der Fall. Zugleich kommt es hier zur Differenzirung der sogenannten **Giftzähne**, die aus gewöhnlichen Zähnen hervorgegangen zu denken und die stets im Oberkiefer befestigt sind (Fig. 374, *Gz*).

Auch hierüber verdanken wir wieder Leydig genauere Mittheilungen, auf die ich mich im Folgenden stütze.

Die in tiefen Schleimhauttaschen (Fig. 383, *zf*) liegenden Zähne der nichtgiftigen Schlangen sind glatt, spitz, rückwärts gebogen; die hinteren, grösseren Zähne des Oberkiefers am hinteren, concaven Rand sichelartig zugeschärft, schneidend.

Ist die Mucosa oris erhalten, so trifft man im Ober- und Unterkiefer unserer einheimischen Schlangen vier Längsreihen von Zähnen, die von aussen nach innen an Grösse abnehmen. Am Gaumen liegen allgemein fünf Zähne in einer Querreihe. So resultirt daraus bei Tropidonotus natrix z. B. eine Summe von circa 520 Zähnen, wodurch hier der Rachen nicht weniger furchtbar ausgerüstet erscheint, als wir dies für viele Fische constatiren konnten.

Nach abwärts öffnet sich jede Zahnhöhle in den Markraum des Knochens hinein.

Die Zahl der langen, spitzen und leicht gekrümmten Giftzähne beträgt bei Vipera ammodytes jederseits 15 und zwar stehen sie, wie die gewöhnlichen Zähne, in Querreihen. Bei Vipera berus und prester waren bei den von Leydig untersuchten Exemplaren

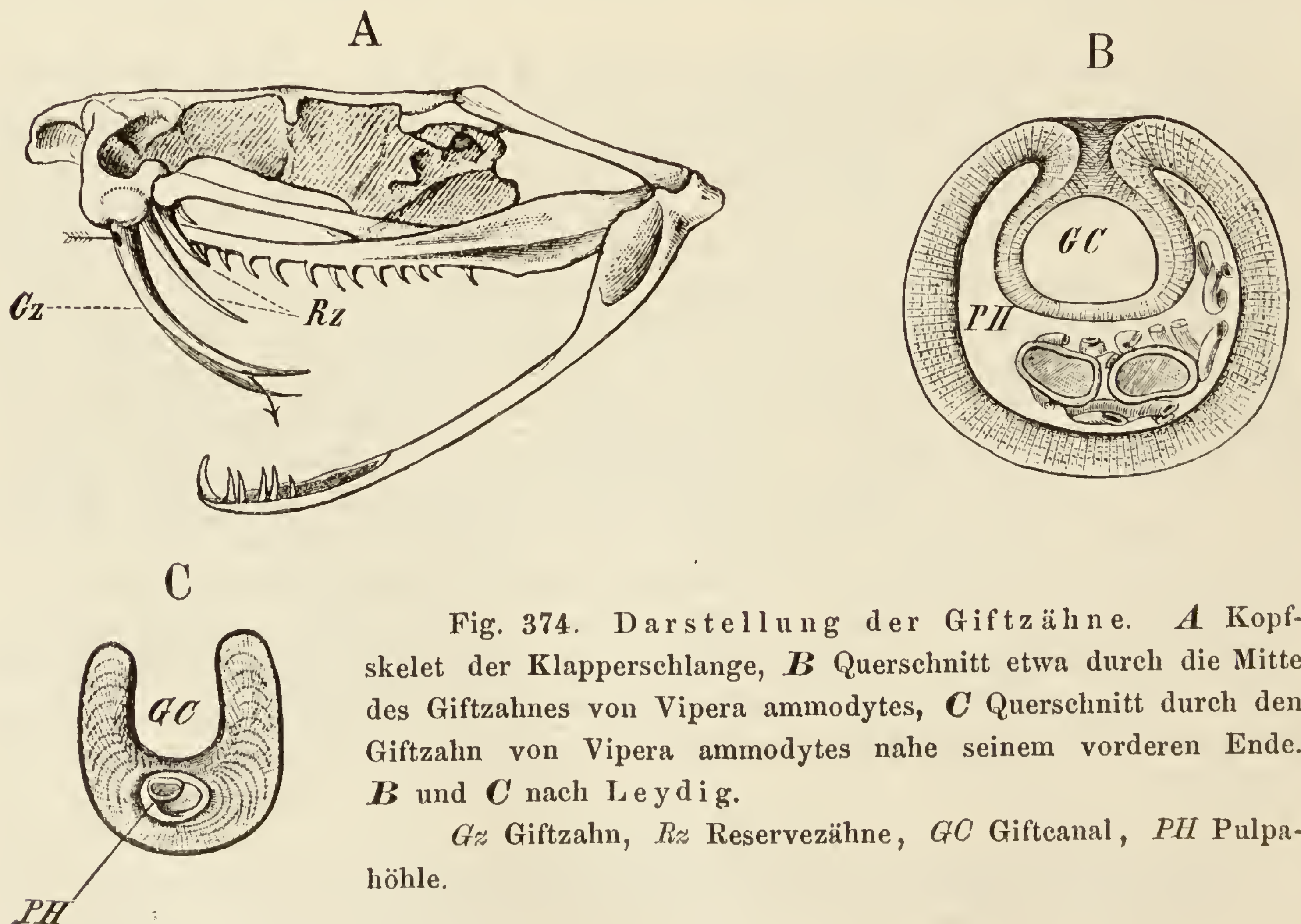


Fig. 374. Darstellung der Giftzähne. ***A*** Kopfskelet der Klapperschlange, ***B*** Querschnitt etwa durch die Mitte des Giftzahnes von Vipera ammodytes, ***C*** Querschnitt durch den Giftzahn von Vipera ammodytes nahe seinem vorderen Ende. ***B*** und ***C*** nach Leydig.

Gz Giftzahn, *Rz* Reservezähne, *GC* Giftcanal, *PH* Pulpahöhle.

jederseits nur 9, in Querreihen angeordnete Giftzähne vorhanden; die stärkeren stehen nach aussen, die schwächeren Reservezähne wie im Schutze darunter (Fig. 374, *Rz*). Nur einer dieser Zähne ist mit dem Knochen selbst anchylosirt und besitzt ausser seiner eigentlichen Pulpahöhle noch einen, von letzterer halbringförmig umschlossenen Giftcanal (Fig. 374, ***B***, *C*, *GC* und *PH*). Dieser liegt nicht central, sondern der convexen Zahnseite näher, als der concaven.

Die obere Oeffnung desselben liegt in nächster Nähe des ausmündenden Giftdrüsencanales und geht unmittelbar von der Zahnwurzel aus (vergl. den Pfeil in *Gz* auf Fig. 374, *A*). Seine Ausmündung stellt einen ziemlich langen Schlitz dar, der schon am letzten Drittel des Zahnes beginnt und sich fast bis zur Spitze heraberstreckt. Der Giftcanal entsteht als Rinne (Fig. 374, *C*, *GC*), welche oben und unten offen bleibt, und zeitlebens existirt als Spur dieser Verwachsung eine feine Naht, welche an der convexen Zahnseite gelegen ist. Bezüglich ihrer histologischen Beschaffenheit weichen die Giftzähne von den gewöhnlichen Zähnen nicht ab [1]).

Auch in der Abtheilung der Saurier, nämlich bei Heloderma horridum, ist neuerdings von J. G. Fischer ein Giftapparat beschrieben worden, doch werde ich diesen zusammen mit der Giftdrüse der Ophidier erst später abhandeln. Für jetzt will ich nur betonen, dass die Furchung der Zähne, wie sie z. B. auch dem eben genannten Saurier, und wie sie zahlreichen Schlangen in allen möglichen Modificationen, bis zum ganz durchbohrten Giftzahn, zukommt, noch keineswegs die Anwesenheit eines Giftapparates bedingt. Derartige Schlangen können ebenso harmlos sein, wie solche mit ungefurchten Zähnen.

Bezüglich des interessanten Mechanismus, mittelst dessen der in der Ruhe flach am Gaumendach liegende und von einer Schleimhautfalte umhüllte Giftzahn zum Gebrauche aufgerichtet wird, verweise ich auf die Mittheilung Huxley's (vergl. Anatomie der Wirbelthiere).

Bei den Crocodiliern sind die Zähne, wie oben schon bemerkt, auf die Kiefer beschränkt und tief in Alveolen eingekeilt. Sie sind kegelförmig, scharf zugespitzt und oft seitlich ein wenig comprimirt, mit streifigen Kronen. Ihre Wurzeln sind von einer dicken Cementlage umgeben (Fig. 375).

Der vierte Zahn des Unterkiefers besitzt als Fangzahn meistens eine hervorragende Grösse und greift beim Schliessen des Mundes in einen Ausschnitt oder eine Lücke des Oberkiefers ein (Fig. 375). Die in letzterem sitzenden Zähne sind im Allgemeinen stärker, als diejenigen des Unterkiefers und schwanken ebenfalls in der Grösse. Am stärksten entwickelt ist, von vorne her gezählt, der dritte, neunte und zehnte Zahn [2]).

---

1) Bei der Schlange Oligodon (Colubridae) sind die Zähne in Anpassung an die aus Eiern bestehende Nahrung rudimentär geworden, da sie in wohl ausgebildetem Zustand die Eier zerbrechen müssten. Als Ersatz dafür drängen die verlängerten Processus spinosi inferiores der Halswirbelsäule die dorsale Schlundwand vor. Indem sich nun auf letzterer ein harter (horniger?) Belag ausbildet, kommt es so zu einem Zertrümmerungs- oder Quetschungsapparat, welcher aber seiner pharyngealen Lage nach erst in Wirksamkeit tritt, nachdem die Eier in sicheren Gewahrsam gekommen sind. Im Munde müsste die Eiflüssigkeit auslaufen.

2) Interessant ist die ausserordentlich feine Zahn-Sculptur der Dinosaurier, wie sie durch M. L. Dollo bekannt geworden ist.

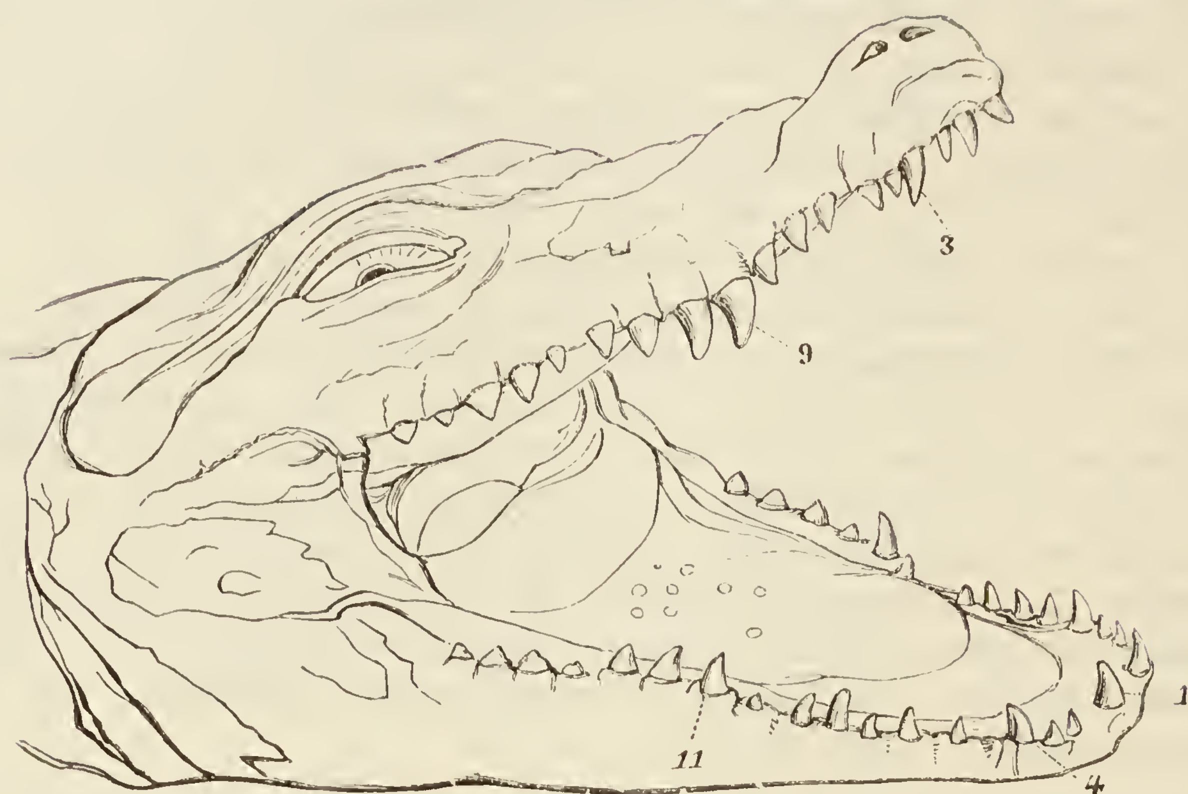


Fig. 375. Die Kiefer des Crocodils (nach Tomes). Der 1., 4. und 11. Zahn im Unterkiefer und 3. und 9. im Oberkiefer sind bedeutend grösser als alle andern.

Die Zähne der Odontornithes (Marsh), auf die ich beim Kopfskelet schon hingewiesen habe, sassen entweder in eigentlichen Alveolen (Ichthyornis) (Fig. 376) oder nur in Furchen (Hesperornis), ähnlich wie bei Ichthyosaurus.

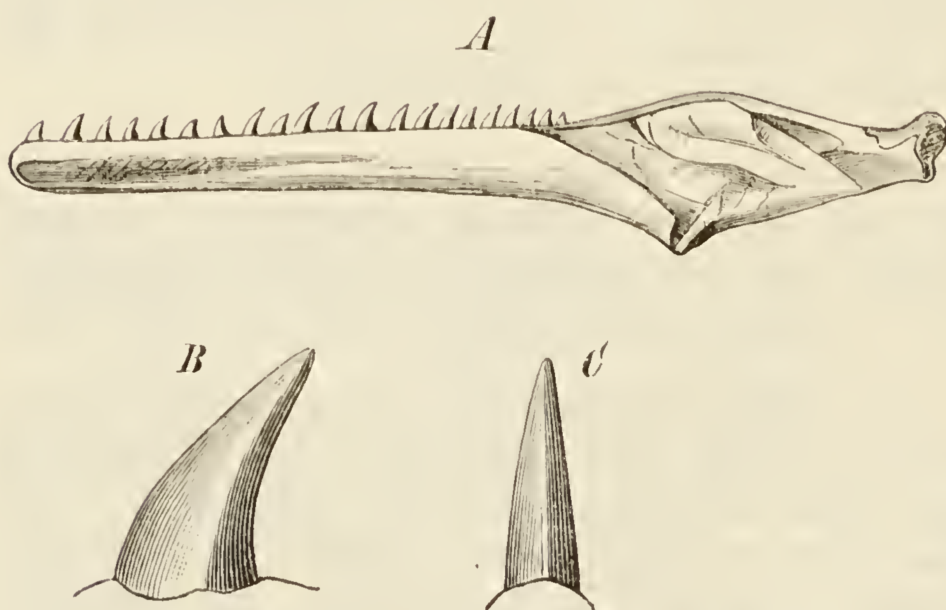


Fig. 376. *A* Unterkiefer von Ichthyornis dispar von der Innenseite, *B* Zahn aus dem Unterkiefer desselben Vogels, seitliche Ansicht, 8mal vergrössert, *C* derselbe Zahn von vorne. Sämmtliche Figuren nach O. C. Marsh.

Der Zwischenkiefer war unbezahnt und mag, nach der Vermuthung von Marsh, einen hornigen Schnabel besessen haben. Auch der Solenhofener Archaeopteryx besass Zähne. Sie waren einspitzig, glatt und 1 Millimeter lang. Ueber die Art ihrer Befestigung ist bis jetzt noch nichts Sicheres bekannt geworden; wahrscheinlich aber handelt es sich um richtige Alveolen.

Alle heutigen Vögel, sowie auch diejenigen des Tertiärs und Diluviums sind zahnlos; ihre hornigen, häufig (namentlich bei Papageien und Wasservögeln) mit cuticularen Papillen und Leisten versehenen Hornschnäbel ersetzen die Zähne vollständig.

Das Gebiss der Säuger.

Die Differenzirung der Zähne in die verschiedensten Formen ist hier in Anpassung an die Lebensweise (Art, Aufnahme und Verarbeitung der Nahrung) am weitesten gediehen.

Wir haben die verschiedenen Zahnformen somit als Modificationen eines einfachen, homodonten Gebisses aufzufassen, das ursprünglich aus lauter gleich grossen und gleich geformten Zähnen bestanden haben muss.

Im Allgemeinen zerfallen die Zähne der Säugethiere in Schneide-, Eck- (Reiss-), Back- und Mahlzähne (Dentes incisivi, Dentes canini, Dentes praemolares und molares). Alle stecken in wohl entwickelten Alveolen. Der Eckzahn (Dens caninus) ist nur als ein differenzirter, besonders bei Carnivoren zur Ausbildung gelangender Praemolarzahn aufzufassen, figurirt als erster Zahn vorne im Kiefer und schliesst sich somit an den äussersten (hintersten) der Schneidezähne an, welche oben im Zwischenkiefer, unten rechts und links von der Symphysis mandibulae stehen (Fig. 379, ***E—H***). Auf die Eckzähne folgen nach rückwärts die Praemolares und auf diese, am meisten nach hinten im Kiefer liegend, die Molares. (Fig. 379, *pm* und *m*).

Die Schneidezähne (Fig. 377, 378, ***A—D***) sind meiselartig, die Eckzähne dagegen besitzen im Fall ihrer stärksten Entwicklung eine spitzkegelartige, mehr oder weniger gekrümmte Form; die Praemolares und Molares, abgesehen von denjenigen der Carnivoren, wo sie scharf schneidende Kronen besitzen und also nicht mahlend oder quetschend, sondern scheerenartig gegen einander wirken, zeichnen sich

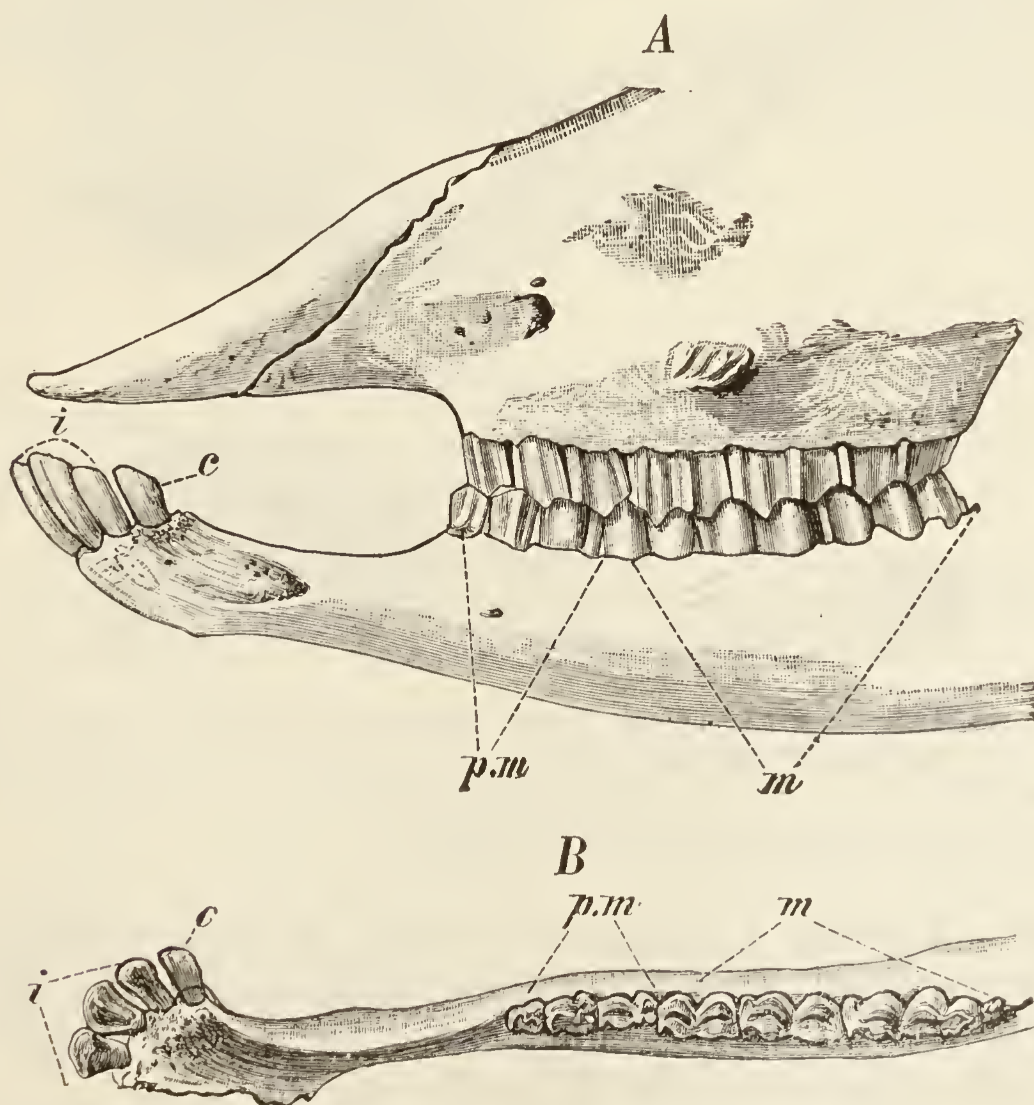


Fig. 377. Gebiss vom Schaf, ***A*** im Profil, ***B*** Unterkiefer von oben gesehen, *i* Dentes incisivi, *c* Dentes canini, *pm* Dentes praemolares, *m* Dentes molares.

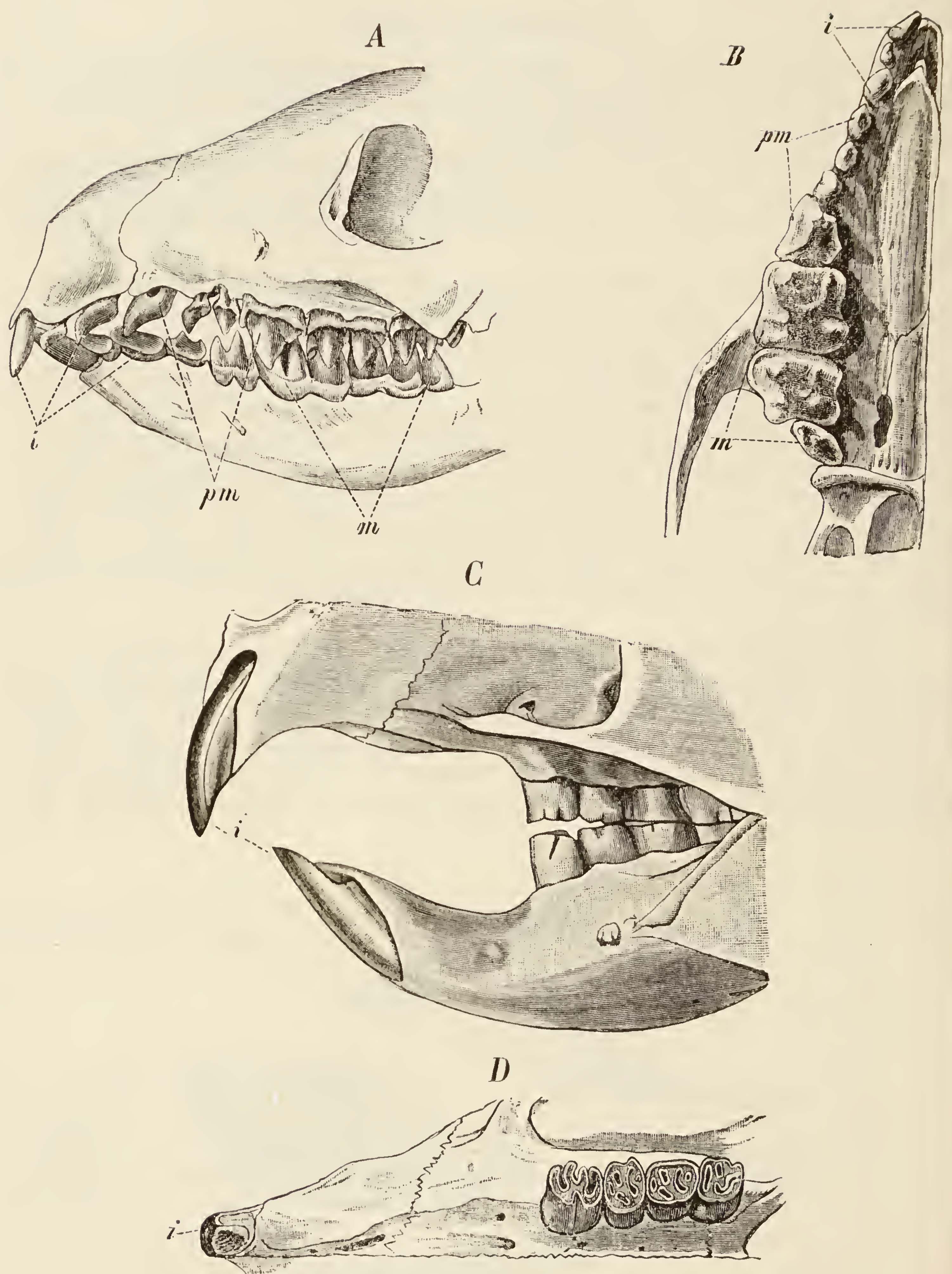


Fig. 378. *A* Gebiss vom Igel im Profil, *B* Oberkieferzähne desselben Thieres von der Mundhöhle aus gesehen, *C* Gebiss vom Stachelschwein im Profil, *D* Oberkieferzähne desselben Thieres von der Mundhöhle aus gesehen.
i D. incisivi, *pm* D. praemolares, *m* D. molares.

durch starke und breite Kronen aus, welche an ihrer Oberfläche mehr oder weniger abgeflacht sind, oder einen mehr höckerigen Bau zeigen. So finden sich beim Menschen und vielen Thieren vier Höcker an den vier Ecken der Zahnkrone (Fig. 379, ***F—H, D, E***).

Häufig, wie z. B. bei Insectivoren, sind diese Höcker, deren Zahl sich durch Zusammenfliessen einzelner Höcker vermindern, oder

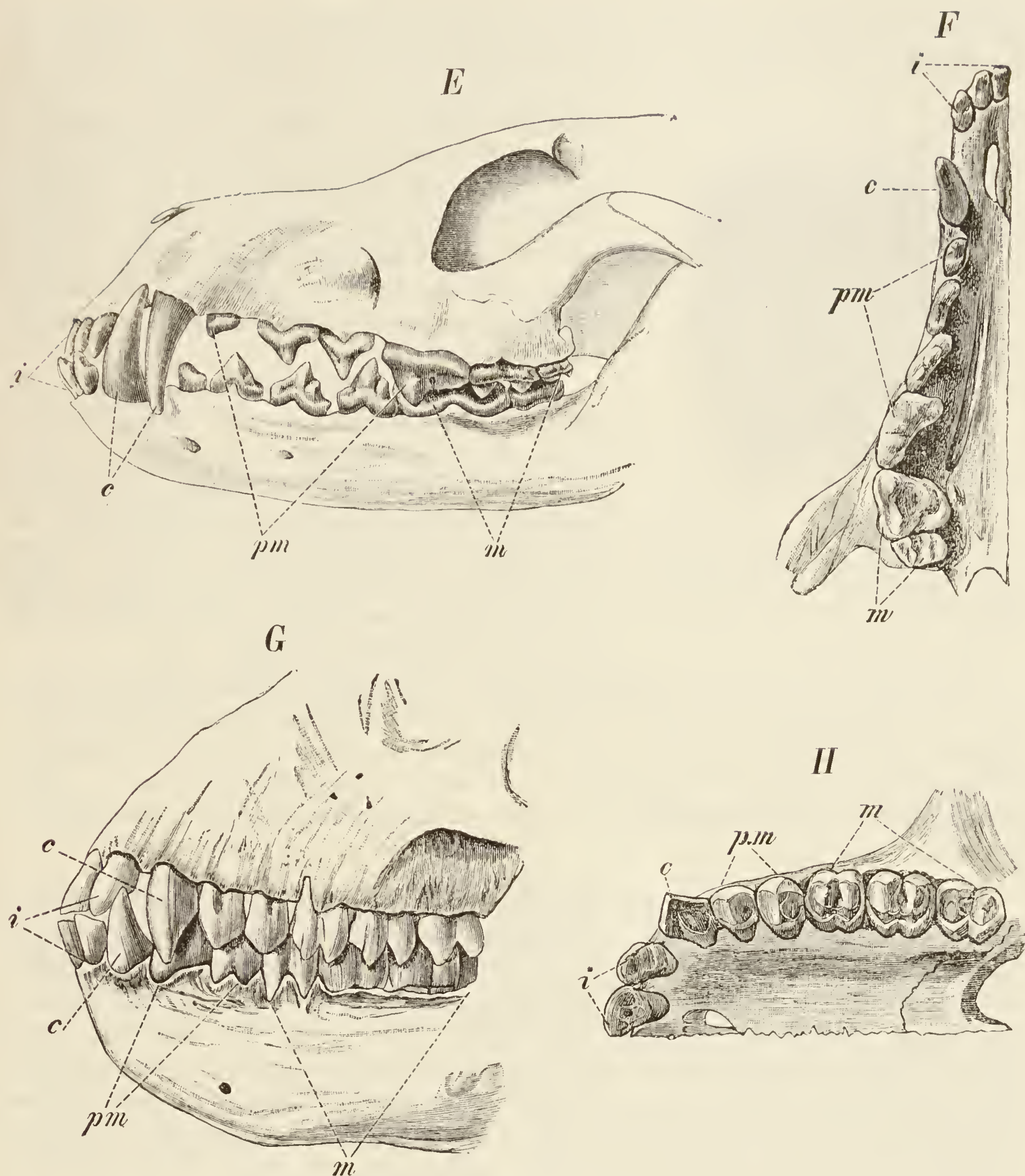


Fig. 379. *E* Gebiss vom Hund im Profil, *F* Oberkieferzähne desselben Thieres von der Mundhöhle aus gesehen, *G* Gebiss von Nasalis larvata im Profil, *H* Oberkieferzähne desselben Thieres von der Mundfläche gesehen.
i D. incisivi, *c* D. canini, *pm* D. praemolares, *m* D. molares.

auch steigern kann, durch Leisten auf die verschiedenste Weise mit einander vereinigt, so dass die mannigfachsten Reliefbildungen entstehen können.

Die Pferde, in deren Entwicklungsgeschichte sich die Schneidezahnformen der Vorfahren (Palaeotherium und anderer) repetiren, besitzen Molarzähne, deren Oberfläche durch die verschiedenen Härtegrade ihrer Bestandtheile rauh erhalten wird. Auf dem abgeschliffenen oder abgenutzten Zahn sieht man nämlich zwei Cementinseln, die durch gewundene, bei den verschiedenen Species ganz typische Schmelzlinien abgegrenzt, sind und auf der inneren Seite bemerkt man eine Dentinerhebung, die ebenfalls von Schmelz begrenzt ist (Fig. 380). Dadurch entsteht ein Bild, das an die Zähne der Labyrinthodonten erinnert, und indem die Schmelzleisten

zufolge ihrer Härte in allen Stadien der Abnutzung mehr vorragen als das Dentin und Cement, wird die Wirksamkeit des Zahns als Kauorgan erhöht (Tomes). Die Vorläufer der gemeinschaftlichen, fünfzehigen Ausgangsformen der Perissodactyli und Artiodactyli, der Condylartha, müssen Fleischfresser gewesen sein, die den Insectivoren nahe stehen. Die Caninen und Incisiven waren bei den ersten Hufthieren noch carnivorenartig gestaltet (M. Schlosser).

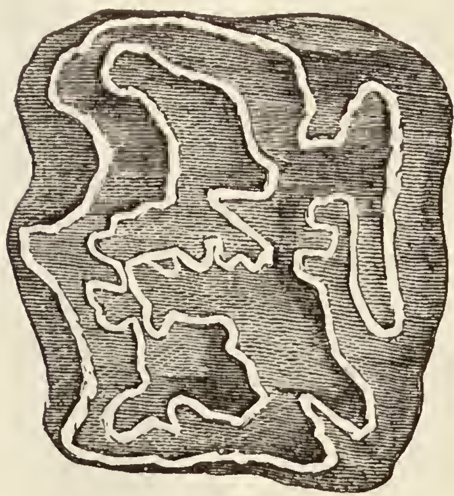


Fig. 380. Molarzahn eines Pferdes mit dem characteristischen Bilde auf der Kaufläche (nach Tomes).

Den Edentaten fehlen entweder alle Zähne (Myrmecophaga, Cyclothurus, Manis) oder nur die Schneidezähne oder endlich nur die mittleren von diesen. Letztere kommen also keinem Edentaten zu. Der heterodonte Zahntypus ist bei dieser Thiergruppe kaum durch den etwas grösseren Eckzahn angedeutet; man könnte sie viel eher homodont nennen.

Die Marsupialier haben ein sehr reich differenzirtes Gebiss[1]), doch kann hier unmöglich auf die Zahnformeln sämmtlicher Säugethiergruppen genauer eingegangen werden. Ich beschränke mich daher auf folgende Mittheilungen, die im Wesentlichen auf einer Arbeit R. Hensel's über Homologieen und Variationen in den Zahnformeln einiger Säugethiere beruhen.

Der Grundtypus der Zahnstellung ist das gegenseitige Alterniren oberer und unterer Zähne; es entsprechen somit die Zähne je eines Kiefers nicht den Zähnen des gegenüberliegenden, sondern den Zwischenräumen zwischen diesen. Bei den functionell verschiedenen, uns bereits bekannten, Abtheilungen der Zahnreihen lässt sich ein vorderes und hinteres Ende unterscheiden und die in jedem Gebisstypus vorkommenden, auf Zahl, Form und Stellung sich erstreckenden, genealogischen Veränderungen finden stets an jenen Enden statt. Wenn sie sich zuweilen innerhalb einer Zahnreihe vollziehen, so wird eben dadurch die Bildung einer neuen Reihe in der alten eingeleitet.

Man kann in Hinsicht darauf, dass sich der speciellere Typus aus dem allgemeinen differenzirt und dadurch in immer engere Grenzen gebracht wird, und ferner im Hinblick auf das häufige Vorkommen rudimentärer, functionsloser Zähne annehmen, dass die Zähne im Laufe der genealogischen Entwicklung einer Verminderung unterworfen sind. Eine Vermehrung dagegen in der Zahl wird vielleicht immer im Sinne eines Atavismus zu deuten sein.

Jene Verminderung betrifft immer zunächst jenen Zahn, der, wie oben erörtert wurde, als der letzte in einer oberen oder unteren Zahnreihe anzusehen ist; dieser ist also auf den „Aussterbe-Etat“ gesetzt.

Was nun zunächst die Schneidezähne betrifft, so nehmen sie entweder nach der Medianlinie oder nach aussen an Grösse ab. Im ersteren Fall, der sich auf die Carnivoren bezieht, werden sie also

1) Die grösste Zahl der Zähne unter allen Säugethieren findet sich bei den Opossums, nämlich 50.

an ihrem inneren Ende verschwinden, während dies im andern Fall, der die Herbivoren[1]) betrifft, nach aussen der Fall ist.

Bei allen Carnivoren beginnt die Reihe der alternirenden Schneidezähne mit dem äussersten Zahn des Zwischenkiefers. Er ist in den folgenden Formeln mit 1 beziehungsweise mit a bezeichnet. Alle über der horizontalen Linie stehenden Zahlen bezeichnen die betreffenden Zähne des Oberkiefers, die unter ihr stehenden Buchstaben diejenigen des Unterkiefers. Die senkrechte Linie entspricht der Symphysis mandibulae resp. praemaxillae.

Schneidezahnformeln für einige Carnivoren.

Felis	Phoca	Enhydris	Cystophora
3 2 1	| 3 2 1	| 2 1	| 2 1
c b a	| b a	| b a	| a

Die zu den Phocina gehörige Cystophora zeigt die grösste Reduction in der Anzahl der Schneidezähne bei den Carnivoren.

Bei Herbivoren wird die Feststellung der Zahnformeln der Schneidezähne erst nach dem Auffinden weiterer fossiler Zwischenformen durchführbar sein. Ein Urgebiss lässt sich hier augenblicklich noch nicht feststellen. Vergl. übrigens M. Schlosser (Litteratur-Verzeichniss).

Die Zahlen der hier folgenden Schneidezahnformeln drücken keine Homologieen mit den Zähnen der Carnivoren aus.

Sus	Dycotyles	Affe und Mensch
| 1 2 3	| 1 2	| 1 2
| a b c	| a b c	| a b

Bei manchen Affen und gewöhnlich auch beim Menschen sind die äusseren Schneidezähne[2]) im Unterkiefer grösser als die inneren. Beim Menschen können ausnahmsweise die äusseren Schneidezähne im Oberkiefer fehlen, eine Eigenthümlichkeit, die sich sehr leicht weiter vererbt[3]).

Bei den Molares beginnt die alternirende Gesammtreihe stets mit dem ersten Molarzahn des Unterkiefers, dann folgt der erste im Oberkiefer, und hierauf der zweite im Unterkiefer, so dass also bei einer gleichen Anzahl oberer und unterer Molaren die Gesammtreihe stets im Oberkiefer abschliesst. Vier Molaren in jedem Kiefer scheint das Maximum in der Classe der Säugethiere zu sein, eine Zahl, die nur von wenigen Arten erreicht wird.

Formeln für die Molarzähne einiger Carnivoren.

Otocyon	Fossile Carnivoren-Formen
1 2 3 4?	1 2 3
1 2 3 4	1 2 3

Canis und Ursus	Canis alpinus	Ratelus, Felis und Hyaena
1 2	1 2	1
1 2 3	1 2	1

1) Von allen lebenden Wiederkäuern unterscheiden sich die Kamele, abgesehen von der Hörnerbildung, durch reichere Bezahnung, denn sie besitzen nicht nur scharfe Eckzähne, sondern im Zwischenkiefer auch noch den seitlichen Schneidezahn. Alle übrigen Wiederkäuer haben sämmtliche oberen Schneidezähne verloren. — Die Kamele erscheinen auf Grund paläontologischer Forschungen (Amerika) als ein sehr alter Zweig der Selenodonten.

2) Vergl. über die Schneidezähne des Menschen die Anmerkung auf pag. 158.

3) Von Interesse ist der rudimentäre Character des hintersten Molarzahns vom Menschen, des sog. Dens sapientiae. Er erscheint auf den Aussterbe-Etat gesetzt.

Ratelus, eine Musteline, Felis und Hyaena zeigen somit die grösste Reduction in der Zahl der Molarzähne und damit gehen starke Formveränderungen Hand in Hand.

Die Molaren der Herbivoren zeigen in der Regel keine Abnahme in der Grösse nach hinten zu, daher sind Vermehrung und Veränderung in der Zahl der Zähne im Allgemeinen seltene Erscheinungen. Das Gewöhnliche ist 3 oben und 3 (seltener 4) unten. Noch seltener finden sich 4 oben und 4 unten.

Bei den meisten Affen finden sich 3 oben und unten; bei den Anthropomorphen scheint häufig ein vierter Molarzahn vorzukommen und damit stimmen die Verhältnisse des Menschen überein. Allein hier ist die Variabilität eine viel grössere und damit steht auch im Einklang, dass domesticirte Thiere, wie vor Allem Katzen und Hunde, viel mehr zur Variabilität neigen als wilde.

Was endlich die Praemolaren betrifft, so verjüngt sich ihre Reihe bei der Mehrzahl der Säugethiere nach vorne zu, so dass wir an diesem Punkte Variationen erwarten dürfen. Das hintere Ende bietet, weil an die Molaren sich anlehnend, einen unveränderlichen Anfangspunkt. Die Serie beginnt stets im Unterkiefer und endet dem entsprechend im Oberkiefer.

Formeln der Praemolarzähne von Carnivoren.

(Links bedeutet das vordere, Rechts das hintere Ende der Serie.)

$$\frac{4\quad 3\quad 2\quad 1}{4\quad 3\quad 2\quad 1}\ \text{Canis und Mustela}\qquad \frac{4\quad 3\quad 2\quad 1}{3\quad 2\quad 1}\ \text{Lutra und Hyaena}\qquad \frac{3\quad 2\quad 1}{3\quad 2\quad 1}\ \text{Foetorius}$$

$$\frac{3\quad 2\quad 1}{2\quad 1}\ \text{Felis}\qquad \frac{2\quad 1}{2\quad 1}\ \text{Lynx}$$

Die Ungulaten[1]) zeigen durch alle ihre mannigfaltigen Genera hindurch eine merkwürdige Constanz in der Zahl ihrer Praemolaren. So lautet die allgemeine Formel der

$$\text{Artiodactyla: } \frac{4\quad 3\quad 2\quad 1}{4\quad 3\quad 2\quad 1}$$

und davon ist die Formel der

$$\text{Ruminantia: } \frac{3\quad 2\quad 1}{3\quad 2\quad 1}$$

abzuleiten.

Die Affen der alten Welt (Catarrhinen) besitzen zwei, die der neuen Welt (Platyrrhinen) drei Praemolaren in jedem Kiefer. Bei männlichen Affen sind die bleibenden Eckzähne und der erste Praemolarzahn viel

1) Nach Tomes lautet die typische Zahnformel für die Säugethiere

$$\text{Dentes incisivi } \frac{3}{3}\quad \text{Dens caninus } \frac{1}{1}\quad \text{Dentes praemol. } \frac{4}{4}\quad \text{Dentes mol. } \frac{3}{3}$$

Viele Thiere haben nicht diese ganze Zahl von 44, wenige haben mehr; am häufigsten kommt dieser Grundtypus des Gebisses fossilen Ungulaten und überhaupt eocänen Säugethieren zu; auch das Pferd besitzt ihn.

stärker entwickelt, als bei weiblichen Thieren. Eine derartige sexuelle Differenz steht übrigens durchaus nicht isolirt da, sondern findet sich auch bei andern Säugethieren, wie z. B. beim wilden Schwein, bei Monodon, beim Elefant, beim Dugong[1]) und vor Allem beim Moschusthier (Moschus moschiferus). Schon Cuvier hat darauf hingewiesen, dass bei einigen Ruminantia die Zähne zu Waffen für die geschlechtlichen Kämpfe umgeändert werden und dass diejenigen, welche Hörner tragen, keine Eckzähne besitzen und umgekehrt. Dieses correlative Verhältniss zwischen dem Geschlecht und der Ausbildung der Zähne prägt sich auch darin aus, dass nach Castration eines Ebers die Hauer im Wachsthum stille stehen (Tomes).

Viel schwerer verständlich sind die Beziehungen zwischen der Haut, beziehungsweise zwischen Integumentalorganen und den Zähnen. So können Anomalien der Zähne ebensowohl gepaart sein mit Haarmangel (Edentaten, fötale Wale[2]), haarlose Hunde) als mit übermässigem Haarwuchs, wie er sich bei den sogenannten „Haarmenschen" findet.

Zum Schluss mögen hier noch einige Bemerkungen über das Gebiss der Nagethiere folgen. Es sind im Allgemeinen vier grosse, meiselförmige Schneidezähne vorhanden, die mehr oder weniger stark gekrümmt und nur an ihrer Vorderfläche und zu beiden Seiten von Schmelz überzogen sind. Dies hat den Vortheil, dass bei der Abnutzung des Zahnes der Schmelz stets über dem Niveau des Dentins, dass, mit andern Worten, stets eine scharfe Schneide zurückbleibt. An der hinteren Fläche des Zahns befindet sich ein dünner Cementüberzug.

Bei Hasen und Kaninchen liegen zwei Paare von Schneidezähnen im Zwischenkiefer hintereinander und zwar ist das hintere, viel kleinere Paar offenbar functionslos (Tomes).

Bezüglich der ausserordentlichen Grössenentfaltung gewisser Zähne, wie sie bei Proboscidiern, bei Sus Babirussa, beim Walross und beim Narwal vorkommt, verweise ich auf das bekannte Buch von Charles S. Tomes (Deutsche Ausgabe von L. Hollaender).

Nachdem wir so einen Einblick in den ausserordentlich vielgestaltigen Character der Zähne gewonnen haben, ist es an der Zeit, die

1) Wohl in keiner andern Säugethier-Abtheilung, vielleicht mit einziger Ausnahme der nahe verwandten Ungulaten, herrscht in dem allgemeinen Habitus des Gebisses eine solche Verschiedenheit, wie bei den Manatus-Arten. Es ist dies um so auffallender, als es sich dabei nur um wenige, nahe verwandte Thiere handelt. So treffen wir z. B. bei Manatus eine überreiche Zahnproduction, bei Rhytina dagegen einen gänzlichen Mangel an Zähnen (C. Hartlaub).

2) Bei sehr jungen, etwa 8—40 Zoll langen Embryonen sämmtlicher Bartenwale finden sich noch Zahnrudimente. So wurden z. B. von Julin in einer Unterkieferhälfte 41 Zähne gezählt, was für die 4 Zahnreihen 164 Zähne ergeben würde. Bevor noch der Foetus die Hälfte seiner vollen Länge erreicht hat, wie z. B. am 74½ Zoll langen Foetus von Megaptera boops, sind die im Innern der Kiefer steckenden Zähne spurlos verschwunden und die Alveolarhöhlen werden mit Knochensubstanz von innen aus angefüllt.

In histologischer Beziehung weichen die Zahnfollikel von denjenigen der übrigen Säuger nicht ab; überall liegen sie in einer Reihe und Nichts deutet auf einen Unterschied von Milch- und bleibenden Zähnen (Ch. Julin, M. Weber). Schon aus den Anlagen ersieht man, dass zwischen den neun vorderen (einspitzig) und den hinteren Zähnen (mehrhöckerig) Formdifferenzen bestehen. Es muss sich also bei den Vorfahren der Bartenwale um ein heterodontes Gebiss gehandelt haben. Ein solches muss aber auch früher den heutzutage homodonten Zahnwalen zugekommen sein; dafür sprechen fossile Formen, wie Squalodon und Zeuglodon (M. Weber).

Frage aufzuwerfen, worin denn die Ursache dafür zu suchen, was also als das formative Princip des Gebisses zu betrachten sei und da kann, meine ich, die Antwort nicht zweifelhaft sein. Zunächst haben wir davon auszugehen, dass die primäre Bewegung der Kiefer, wie wir sie bei Fischen, Amphibien, Reptilien und auch noch bei vielen Säugethieren treffen, einfach nach dem Gesetz eines Charnirs erfolgt, so dass hierfür nur ein, aus gleichmässig geformten, spitz-kegelförmigen Zähnen bestehendes (homodontes) Gebiss ausreichend erscheint. Erst mit einer schärferen Differenzirung der Musculi pterygoidei, resp. mit einer Aenderung der Nahrung wurden Mahlbewegungen der Kiefer ermöglicht und diese mussten nicht nur zur Differenzirung eines heterodonten Gebisses, sondern auch zu einer Umänderung des Kiefergelenkes führen. Kam es dabei, wie z. B. in der Reihe der Artiodactyla, noch weiter zur Entwicklung von langen Greifzungen oder sehr beweglichen Greiflippen, womit das Thier die Nahrung umwickelt und abreisst, so wird man auch den Ausfall der Schneidezähne verstehen oder wird begreifen, wie dieselben in anderen Fällen, wie bei Rüsselträgern, eine ganz andere Verwendung gefunden haben (Ryder).

Mundhöhlendrüsen.

Diese Drüsen, welche sich als Sprossen von der Mundschleimhaut aus entwickeln, haben in neuerer Zeit von Reichel eine zusammenfassende, d. h. auf die ganze Thierreihe sich erstreckende, ausgezeichnete Bearbeitung erfahren und ich werde die dort gewonnenen Resultate meiner eigenen Darstellung im Wesentlichen zu Grunde legen.

Mit dem Aufgeben des Wasserlebens, d. h. mit der Umwandlung der Fische in landlebende Thiere trat das Bedürfniss nach Schutzapparaten auf, die durch die Erzeugung eines Sekretes die äussere Haut sowohl als auch die mit der Luft in Contact kommenden Schleimhäute anzufeuchten, d. h. vor Vertrocknung zu schützen im Stande sind.

Die Hautdrüsen haben wir in ihren zum Theil hohen Differenzirungen im Capitel über die Haut schon ausführlich besprochen, so dass nur noch die Drüsen der Mundhöhle ihrer Erledigung harren. Auch sie unterliegen einer ähnlichen, von Stufe zu Stufe weiter gehenden Differenzirung, wodurch sie aus anfangs fast indifferenten, nur auf das Einschleimen der Zunge, des Schlundes und der Nahrung berechneten Organen zu Apparaten werden, deren Sekret zur Verdauung in ausserordentlich wichtige Beziehungen tritt, oder das auch, wie bei Giftschlangen und giftigen Sauriern, zu einer furchtbaren Waffe werden kann.

Mit dieser stets zunehmenden physiologischen Differenzirung geht morphologisch eine immer grösser werdende Mannigfaltigkeit in Zahl und Gruppirung Hand in Hand. Dabei wechselt auch der histologische Character der Art, dass man alle drei Drüsenformen, welche die allgemeine Anatomie unterscheidet, also tubulöse, zusammengesetzt tubulöse und acinöse, bei dem sekretorischen Apparat der Mundhöhle vertreten findet. Doch überwiegen bei den niederen Vertebraten die beiden ersten Formen und sind dabei meist zu Gruppen angeordnet; bei den höheren dagegen tritt die letzte, entwicklungsgeschichtlich entschieden höher stehende Form in den Vordergrund.

Für alle figurirt eine Gerüstsubstanz aus Bindegewebe, welches Septa und Septula erzeugt, oder auch nur die einzelnen Tubuli sack-

artig umhüllt. Zugleich fungirt dasselbe als Träger der stets reichlich vorhandenen Blutgefässe und Nerven.

Nach ihren Lagebeziehungen zu gewissen, constant vorkommenden Gebilden, wie z. B. zur Zunge und zu Skelettheilen lassen sich die Apparate als **Lippen-, Backen-, Zungen-, Unterzungen-, Unterkiefer-, Gaumen-** und als **Ohrspeicheldrüsen (Parotiden)** unterscheiden.

Bei der Frage nach der Homologie zweier Drüsen bei verschiedenen Thieren wird weniger die Lage derselben als vielmehr die Art und Weise ihrer Ausmündung ins Auge zu fassen sein, denn jene bezeichnet immer sicher die Stelle, von wo aus sich die Drüse gebildet hat.

Was den histologischen Bau der Mundhöhlendrüsen anbelangt, so begegnet man bei allen Amphibien und dem grössten Theil der Reptilien durchweg einem ziemlich hohen, hellen Cylinderepithelium, mit wenig granulirtem Protoplasma und da und dort eingesprengten verschleimten Zellen. Kurz es handelt sich wesentlich um Schleimdrüsen.

Schon in der Reihe der Ophidier gesellt sich in der **Giftdrüse** die Form der „serösen Drüsen“ hinzu, deren Zellen ein dunkleres, stärker granulirtes Protoplasma erkennen lassen und die nie die schleimige Metamorphose eingehen (Reichel), Die Säuger endlich zeigen in ihren Drüsen die mannigfachsten Formen, doch findet man bei ihnen, so gut wie bei allen übrigen Wirbelthieren, von den Amphibien an, stets zwei verschiedene Zellformen (mit Uebergangsformen zwischen beiden), die der Ausdruck der verschiedenen Funktionsstadien sind, in denen die betreffende Drüse sich augenblicklich befindet.

Nie aber kommen zwei Drüsenformen in einer Drüse vor, dagegen handelt es sich da und dort, wie z. B. bei der Oberlippendrüse der Ringelnatter, um eine so innige Aneinanderlagerung zweier ihrem Bau nach gänzlich verschiedener Drüsen, dass eine Sonderung mit dem Messer kaum möglich erscheint.

Bei den Fischen sind, wie es scheint, Mundhöhlendrüsen bis jetzt nicht mit voller Sicherheit nachgewiesen, dagegen ist ihre Ausbildung bei Amphibien schon ziemlich weit gediehen.

Amphibien.

Vor Allem kommt hier jene Drüse in Anbetracht, auf die ich schon bei der Anatomie des Kopfskeletes und des Geruchsorganes hingewiesen und die ich schon vor längerer Zeit **Glandula intermaxillaris** s. **internasalis** genannt habe. Sie liegt, wie ihr Name besagt, bei Urodelen entweder in dem, bei dieser Amphibiengruppe häufig vorkommenden Hohlraum des Zwischenkiefers, oder, falls jener fehlt, zwischen den aufsteigenden Fortsätzen des Os praemaxillare und dem vorderen Abschluss des Cavum cranii (Fig. 381, ***D***). Im letzteren Fall, wo sie unmittelbar zwischen beide Nasenhöhlen eingekeilt und von deren medialen Wänden direkt begrenzt wird, wird sie passender als Glandula internasalis bezeichnet.

Bei Anuren, wo sich die Anatomie der Schnauzengegend wesentlich anders gestaltet, als bei Urodelen, kommt die Drüse in eine rinnenförmige Einbuchtung des knorpeligen Septum nasale, also vor die Nasenhöhle zu liegen. Sie wird von vorne her durch die äussere Haut sowie theilweise durch den Zwischenkiefer begrenzt und breitet sich auch seitlich über die ganze Schnauzengegend aus. Auch bei Urodelen

beschränkt sie sich nicht immer auf den Internasal- resp. Intermaxillarraum, sondern erhebt sich aus demselben gegen das Dach des Schädels, allwo sie direkt unter der äusseren Haut eine grössere oder geringere Ausbreitung erfahren kann.

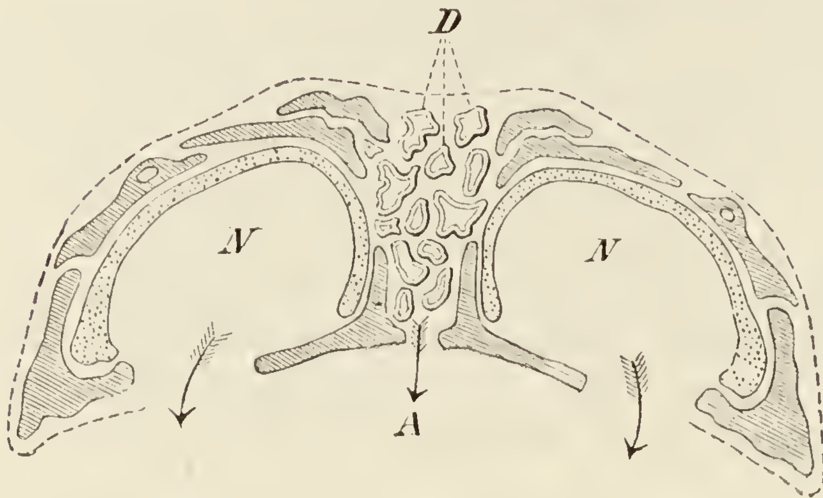


Fig. 381. Querschnitt durch den Vorderkopf eines Tritonen. *NN* Die beiden Nasenhöhlen, welche sich durch die Choanen (Pfeile) in die Mundhöhle öffnen. *D* Glandula internasalis, *A* Ihre Ausmündung am Gaumen.

Bei allen Amphibien entwickelt sich diese Drüse, welche aus durcheinander gewundenen Schläuchen besteht, von der Mucosa oris aus und wuchert von hier aus in den Internasalraum hinein. An diesem ihrem Ursprungspunkt liegen später ihre, von Flimmerepithelien ausgekleideten Ausführungsgänge. Diese münden durch den vorderen Theil des Gaumens in die Mundhöhle aus und sind dort entweder nur von einem ringförmigen Ausschnitt der Vomero-palatina (Salamandrina perspicillata, Tritonen) oder auch noch vom Zwichenkiefer begrenzt, in welch' letzterem Fall die Drüse ventral fast einzig und allein durch die Gaumenschleimhaut vom Cavum oris abgeschlossen wird (Ellipsoglossa, Ranodon, Salamandra, Spelerpes, Amblystoma u. a.) (Wiedersheim).

Bei Anuren durchbohren die, nach Art von Orgelpfeifen, dicht neben einander liegenden und gestreckten Ausführungsgänge die Schleimhaut des Gaumens unmittelbar hinter den kurzen Processus palatini des Zwischenkiefers.

Wie sich die Intermaxillardrüse beim Axolotl beziehungsweise bei Amblystoma Weismanni verhält, habe ich schon bei der Anatomie des Geruchsorgans auseinandergesetzt.

Weder bei Gymnophionen, noch bei Ichthyoden und Derotremen findet sich irgend eine Spur dieser Drüse, was mit dem Wasserleben dieser Thiere im Zusammenhang steht. Ganz abgesehen davon würde übrigens auch die hier so eigenthümliche Construction des Kopfskeletes ihre Existenz unmöglich machen. Am ehesten könnte sie sich noch bei Menopoma und Cryptobranchus finden (Wiedersheim).

Ausser der Zwischenkieferdrüse besitzen die Amphibien noch sehr entwickelte **Zungendrüsen**, die sich bei Anuren und Urodelen in Form zahlreicher, kurzer Schläuche über das ganze Organ erstrecken.

Bei jeder Contraction der Zunge geräth deren Sekret in die Mundhöhle und erfüllt so zusammen mit dem schleimigen Saft der Intermaxillardrüse den Zweck, der Zunge die zum Erhaschen der Beute nöthige Klebrigkeit zu verleihen.

In welcher Weise dabei die herausgeschnellte Zunge das Sekret am Gaumendach abstreicht, geht aus der Fig. 382 hervor.

Bei Anuren findet sich noch eine von Born entdeckte **Rachen-**

drüse. Sie liegt dicht hinter den Choanen um den zahntragenden Theil des Vomers herum und mündet theils in die Choanenöffnung aus, theils öffnen sich ihre Schläuche an zwei symmetrischen Stellen — die ganze Drüse ist ursprünglich paarig — in die Mundhöhle.

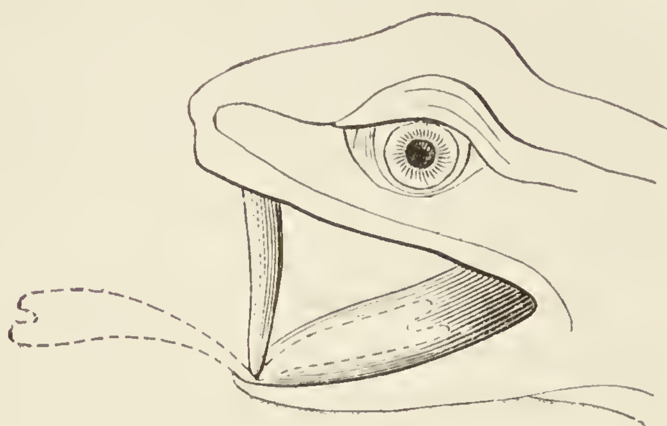


Fig. 382. Froschzunge in drei verschiedenen Akten der Bewegung dargestellt.

Reptilien.

Hier macht sich den Amphibien gegenüber durch eine ausgedehntere Sonderung in Drüsengruppen ein Fortschritt bemerkbar. So unterscheidet man bei Sauriern ausser Gaumen- und Zungendrüsen auch noch **seitliche Gaumendrüsen, Zungen-, Unterzungen-** und **Lippendrüsen**; letztere sind übrigens auch bei Amphibien vielleicht schon angedeutet. Durch den grössten Drüsenreichthum ausgezeichnet sind die Chamaeleonten, an deren Oberkiefer man 1) die paarigen, den ganzen Oberkiefer einnehmenden Labialdrüsen, 2) die paarigen seitlichen und 3) die unpaare mediane Gaumendrüse unterscheidet.

Den Iguaniden fehlt die mittlere Gaumendrüse, die Ascalaboten dagegen ermangeln der Oberlippendrüsen gänzlich, besitzen aber die seitlichen und medianen Gaumendrüsen in grösster Entwicklung.

Am drüsenärmsten ist die Gruppe der Scinke; sie besitzt weder Lippen- noch mediane Gaumendrüsen. Spuren der seitlichen Gaumendrüsen sind möglicherweise vorhanden.

Bei Amphisbaenen sind nur die Lippendrüsen, diese aber sehr gut entwickelt.

Bei Anguis fragilis findet sich im Bereich des Oberkiefers nur die mediane Gaumendrüse.

Letztere ist bei allen Sauriern als das Homologon der Intermaxillardrüse der Amphibien zu betrachten.

Gegenüber der Variabilität der Drüsen des Oberkiefers ist das Vorkommen der Drüsen im Bereich des Unterkiefers ein sehr constantes. In ihrem tubulösen Bau, sowie in ihrem sonstigen histologischen Verhalten stimmen sie mit den Oberkieferdrüsen überein.

Die Unterlippendrüsen umschliessen den Unterkiefer halbkreisförmig, während die Unterzungendrüsen in paariger Anordnung und vorne in der Medianlinie sich berührend, nach hinten zu beiden Seiten der Zungenbasis dahinziehen.

Die Zungendrüsen verhalten sich ähnlich wie bei den Amphibien und gelangen bei Chamaeleonten zur stärksten Entwicklung [1]).

---

1) Besonderes Interesse bieten die Mundhöhlendrüsen des mexicanischen Heloderma horridum, deren genaue Kenntniss wir J. G. Fischer verdanken. Im Bereich des Oberkiefers findet sich hier keine Drüse, wohl aber existirt eine solche von enormer Grösse im Bereiche des Unterkiefers, wo sie wahrscheinlich der Unterzungendrüse der übrigen Saurier entspricht. Sie erscheint gleich nach Ablösung der Haut als eine in der Längsrichtung gelappte, durch eine starke Fascie an den Unterkiefer befestigte Masse.

Bei den Ophidiern geht die Specialisirung der einzelnen Drüsengruppen noch viel weiter als bei Sauriern, indem sich einzelne Drüschen von den andern einer und derselben Gruppe durch eigene, mächtige Entfaltung loslösen und in Folge davon ein anderes Epithel und damit eine andere Function erlangen.

Man unterscheidet eine Glandula labialis superior und inferior, eine Glandula venenata, sublingualis anterior und posterior.

Die Glandula labialis liegt in einer Hautfalte längs des äusseren Randes des Oberkiefers und bildet mit der andern Seite eine Art Hufeisen. Im Allgemeinen ist sie bei den giftigen Schlangen weit schwächer entwickelt und nach hinten zu schlanker, als bei den nicht giftigen. Sie ist von einem weiten Lymphraum umscheidet. In ihrem hinteren Bezirk erfährt sie bei Tropidonotus natrix eine bedeutende Verbreiterung und zugleich zerfällt sie hier in zwei durch ihre verschiedene Farbe scharf von einander abgegrenzte Partieen (Leydig). Die eine, gelblich weisse, nimmt den hinter dem Auge gelegenen oberen Abschnitt der Drüse ein und besitzt einen besonderen, im Bereich der hinteren Zähne ausmündenden Ausführungsgang. Da sie somit eigentlich eine besondere Drüse darstellt, kann man sie als hintere Oberlippendrüse bezeichnen (Reichel). Der andere, grauröthliche Abschnitt umgibt die eben beschriebene Drüsenpartie von unten her mit einem schmalen Saume und überragt sie auch ein wenig nach hinten zu; nur er ist der Oberlippendrüse der Giftschlangen gleich zu setzen. Die einzelnen Läppchen, in welche

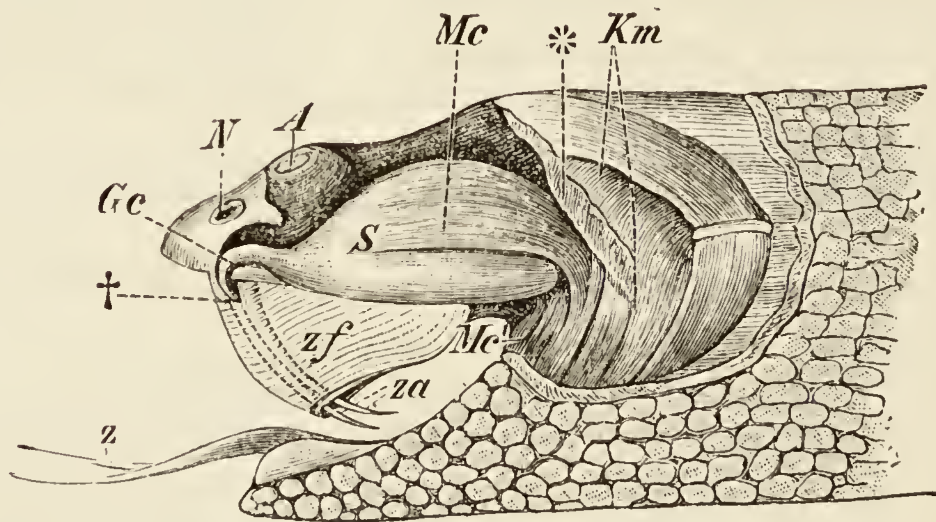


Fig. 383. Der Giftapparat der Klapperschlange. *S* Der fibröse Giftsack, welcher unter der Herrschaft des Musculus constrictor *Mc* steht. Bei Mc^1 sieht man eine Fortsetzung des letzteren zum Unterkiefer hinabsteigen. *Gc* der aus der Giftblase entspringende Ausführungsgang, welcher sich bei † in den Giftzahn einsenkt. Letzterer steckt in einer grossen Schleimhauttasche *zf*, die man sich über ihn weglaufend zu denken hat, *Km* frei präparirte Kaumuskeln, die zum Theil (bei *) im Schnitt erscheinen. Nach hinten davon erscheint der Schnittrand des Schuppenkleides, *N* Nasenöffnung, *A* Auge, nach vorne und oben luxirt, *z* Zunge, *za* Mündung des Giftcanals.

Die vier Ausführungsgänge der Drüse durchbohren den Unterkieferknochen von der Aussenseite her und münden nach mehrfacher Theilung je vor der Wurzel der der medianen Seite des Knochens ansitzenden Furchenzähne aus. In ihrem Bau ist die Drüse acinös und ihr Secret ist ausserordentlich giftig, so dass wir ein Analogon der Giftschlangen unter den Sauriern besitzen. Damit nun das Secret beim Zubeissen mit der Beute in Contact kommen kann, wirft sich das Thier vorher auf den Rücken, so dass die Zähne des Unterkiefers von oben nach unten wirken und das Secret, dem Gesetz der Schwere entsprechend, von oben nach unten in die Wunde abfliessen kann.

dieser Drüsenabschnitt zerfällt, münden mit je einem kurzen Ausführungsgang an der Aussenseite der Zahnreihe in die Mundhöhle aus.

Beide Drüsenpartieen besitzen einen ganz verschiedenen Epithelcharacter; während sich nämlich der grauröthliche Abschnitt durch hohe, helle Cylinderzellen auszeichnet, treffen wir in der gelblichweissen Abtheilung ein dunkelkörniges, protoplasmareiches Epithel, wobei die einzelnen Zellgrenzen nur schwer sichtbar sind. So ist die Selbständigkeit dieses Drüsenabschnittes auch histologisch bewiesen und nicht nur das, sondern er stimmt auch darin vollständig mit der Giftdrüse überein (Fig. 383), dass beide Drüsen durch ihren Epithelcharacter dem Typus der serösen Drüsen zuzurechnen sind. Dazu kommt, dass der zuerst von Leydig ausgesprochene Satz, wonach die hintere Oberlippendrüse der nichtgiftigen Schlangen als ein Homologon der Glandula venenata der giftigen Schlangen zu betrachten sei, auch durch folgende Erwägungen noch gestützt wird. Einmal stellt die hintere Oberlippendrüse bei der Ringelnatter, wie oben bemerkt, einen wohl differenzirten, mit einem besonderen Ausführungsgang versehenen Abschnitt der Glandula labialis superior dar. Zweitens sind die topographischen Beziehungen beider Drüsen zu der Harder'schen Drüse, sowie zum Ligamentum zygomaticum ganz dieselben. So bleiben nur mehr nebensächliche Differenzen, wie der exquisit tubulöse Bau der Giftdrüse gegenüber dem rein acinösen Character der Oberlippendrüse der Ringelnatter bestehen. Ferner mündet der Ausführungsgang der Giftdrüse in die, früher schon erwähnte, den Giftzahn umgebende Schleimhautscheide, während derjenige der andern Drüse sich neben dem Zahn öffnet. Beide Differenzen beruhen sicherlich auf einer, durch die Anpassung bedingten, weiteren Differenzirung des Giftapparates der betreffenden Schlangen, so dass also die Homologie dennoch als erwiesen zu betrachten ist.

Bei sogenannten suspecten Schlangen kommt noch deutlicher als bei der Ringelnatter, eine gesonderte Drüse vor, die eine Uebergangsstufe zur Giftdrüse der Giftschlangen darstellt.

Die Giftdrüse der Kreuzotter liegt in einer festen, fibrösen Scheide (nach innen von dieser findet sich ein weiter Lymphraum) und wird mit dieser fast von allen Seiten von Muskeln (M. temporalis und masseter) umgeben, so dass bei jedem Biss eine Compression der Drüse und damit eine Entleerung des Sekretes aus dem Giftzahn bewirkt wird. Der Ausführungsgang zieht unterhalb des unteren Augenhöhlenrandes nach vorne, legt sich dicht an die Innenseite der Oberlippendrüse und mündet dann in die früher schon erwähnte, den Giftzahn umhüllende Schleimhautfalte aus (Fig. 383).

Die Unterlippendrüse der Ophidier stimmt bezüglich ihres histologischen Verhaltens mit der Oberlippendrüse ganz überein und was ihre Anordnung anbelangt, so gilt für sie das bei den Sauriern bekannt gegebene Verhalten.

Die Glandula sublingualis anterior liegt in paariger Anordnung vorne am Boden der Mundhöhle, unmittelbar hinter der Symphysis mandibulae und erstreckt sich von hier aus längs der Mittellinie nach rückwärts. Sie wird von einer sehr starken fibrösen Scheide, sowie von einem Muskel umgeben, welcher ihr Sekret durch die 6 Ausführungsgänge in das Cavum oris befördert.

Die Glandula sublingualis posterior liegt in die untere Wand der Zunge eingeschaltet, ist grösser als die vorhin beschriebene

Drüse und ragt zwischen die beiden Seitenhälften der letzeren mit ihrem vorderen Abschnitt als unpaares Gebilde hinein. Die zahlreichen Ausführungsgänge lassen übrigens noch die ursprünglich paarige Anlage der Drüse erkennen. Sie münden sämmtlich seitwärts von der Mittellinie. Im histologischen Character stimmt die vordere und hintere Unterzungendrüse mit den Lippendrüsen überein, d. h. sie besitzt einen zusammengesetzt tubulösen Bau und ein Cylinderepithel.

Die Lippendrüsen der Ophidier sind denjenigen der Saurier homolog und ebenso sind beide Unterzungendrüsen der einzigen paarigen Sublingualdrüse der Saurier gleich zu setzen. Die Unterzungendrüsen der Reptilien sind nun keineswegs als völlig neue Bildungen aufzufassen, sondern sie sind aus den Zungendrüsen der Amphibien hervorgegangen zu denken und demnach einem Theil der letzteren homolog (Reichel).

Dasselbe gilt auch für die hufeisenartig angeordnete Glandula sublingualis gewisser Schildkröten, wie der Emydeen und Testudineen. Sie besteht hier aus sackförmigen und cylindrischen Drüschen, die gruppenartig durch stark vascularisirtes Bindegewebe von einander abgekapselt werden und mit zahlreichen Ausführungsgängen in die Mundhöhle ausmünden. Den Seeschildkröten fehlen nach C. K. Hoffmann die Speicheldrüsen gänzlich und dasselbe kann ich auch für Alligator melden. Hier beim Alligator — und dasselbe gilt wohl auch für das Crocodil — werden die Speicheldrüsen, ganz wie bei Amphibien, durch zahlreiche, in das Zungenfleisch eingebettete Drüsen von Sack- und Cylinderform ersetzt und diese münden auf der Zungenoberfläche aus.

Vögel.

Bei Vögeln finden sich Zungendrüsen, welche da und dort, fast die ganze Zungenmasse ausmachend, seitlich, rechts und links neben der Zunge ausmünden.

Ausserdem existirt noch ein Complex zahlreicher Drüschen, die bald in einer, bald in zwei Gruppen angeordnet, zu beiden Seiten der Zungenbasis sich öffnen. Endlich kann man noch ein Drüsenpaar unterscheiden, das für sich mit je einem Gang in den Mundwinkel ausmündet. Alle diese Drüsen erscheinen bei Klettervögeln am mächtigsten entwickelt, viel kleiner sind sie bei Raub- und Wasservögeln, namentlich bei Sumpfvögeln.

Lippendrüsen sind nirgends mehr angedeutet. Dass die am Boden der Mundhöhle liegenden Drüsen ihre Homologa bei den Reptilien, speciell bei den Sauriern haben, braucht wohl kaum erwähnt zu werden, viel schwieriger aber ist die Entscheidung bezüglich der Mundwinkeldrüse, da sich eine ähnliche Drüse nirgends bei Sauriern nachweisen lässt. Dagegen liegt der Gedanke nicht allzuferne, sie mit der hinteren Oberlippendrüse der giftlosen, resp. mit der Giftdrüse der Giftschlangen zu parallelisiren (Reichel).

Ausser den genannten Drüsen finden sich bei Vögeln auch noch zwei Gruppen von Gaumendrüsen, eine mediane und eine laterale. Erstere liegt, in paariger Anlage, dicht unter dem Septum narium und reicht bis nahe an die Choanen, letztere findet sich weiter nach hinten in die das Os palatinum deckende Schleimhaut eingelagert. Auch diese

beiden Drüsen finden in den medianen und lateralen Gaumendrüsen der Saurier ihre Homologa.

Säuger.

Im Gegensatz zu der gruppenförmigen Anordnung der Mundhöhlendrüsen zu mehreren grösseren drüsigen Massen mit zahlreichen Ausführungsgängen, wie wir sie bisher kennen gelernt haben, finden wir bei den Säugern namentlich drei Drüsenpaare, von denen jede Drüse nur einen einzigen langen Ausführungsgang besitzt, mächtig entwickelt und die sonst vorhandenen kleinen Drüsen nur sehr wenig ausgebildet. Es sind dies die **Glandula parotis, submaxillaris** und **sublingualis** (Fig. 384, *P, S*). Zugleich mit dieser bedeutenden Entfaltung einzelner Drüsen geht eine Aenderung ihres Epithels einher, nach welchem man nach dem Vorgange Heidenhain's, Lavdowsky's u. A. drei Arten von Drüsen, seröse, Schleim-Speicheldrüsen und zusammengesetzte Drüsen unterscheiden kann. Bezüglich der hier in Betracht kommenden Detailverhältnisse muss ich auf die histologischen Specialarbeiten verweisen.

Bei Echidna, welcher ebenfalls jene drei Drüsen zukommen, liegen nach Viallanes die Parotiden nicht, wie gewöhnlich, vor der Ohröffnung, sondern weit hinten, etwa in der Mitte des Halses an der Aussenfläche des M. trapezius, unmittelbar unter der Haut. Der lange Stenon'sche Gang kreuzt den Meatus auditorius externus und mündet endlich in dem Raum zwischen Ober- und Unterkiefer am Vorderrand des Masseter in die Mundhöhle. Auch sehr lang ist der Stenon'sche Gang beim Ameisenbär. Bei Echidna bestehen jederseits zwei Submaxillardrüsen, eine enorm grosse tief- und eine kleinere hochliegende; ihre langen Ausführungsgänge münden in einen Gang zusammen. Dieser Gang öffnet sich, indem er medianwärts zahlreiche kleine Seitengänge abgibt, mit vielen Poren am Boden der Mundhöhle und in diesem Verhalten liegen die letzten Anklänge an Vögel und Reptilien.

Bei Ornithorhynchus findet sich jederseits nur eine einfache Gl. submaxillaris und der Gang öffnet sich nur mit einer Oeffnung am Boden der Mundhöhle.

Die Mehrzahl der Edentaten besitzt sehr ansehnliche Submaxillardrüsen und zwar immer nur eine auf jeder Seite, doch existiren bezüglich dieses Punktes auch Ausnahmen, indem da und dort jederseits sogar drei Submaxillardrüsen vorkommen können. Auch zeigen sich häufig Erweiterungen der Canäle, welche als Speichelreservoire dienen, z. B. bei Dasypus (Viallanes).

Die Glandula sublingualis liegt bei Echidna unmittelbar unter der Schleimhaut des Mundes und öffnet sich längs dem Innenrand mit einer Menge kleinster Poren.

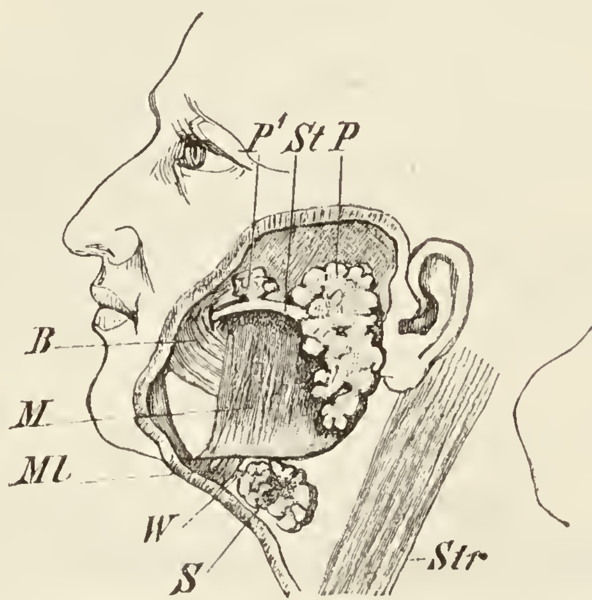


Fig. 384. Die Glandula parotis (*P*) und submaxillaris (*S*) des Menschen. *P*[1] Accessorische Parotis, *St* Ductus Stenonianus, *W* Ductus Whartonianus, *B* M. buccinator, *M* M. masseter, *Ml* M. mylohyoideus, *Str* M. sternocleidomastoideus.

Den Edentaten sowie den Chiropteren soll eine Gl. sublingualis fehlen (Meckel), während sie bei Nagern sehr stark entwickelt sein kann. Hufthiere, Dickhäuter und Carnivoren besitzen alle drei Arten von Speicheldrüsen; Cetaceen scheinen sie ganz zu fehlen, was mit ihrer Lebensweise im Wasser zusammenhängt.

Wie verhält sich nun bei Säugern die morphologische Stellung der drei Speicheldrüsen; haben wir in ihnen schon in früheren Thierklassen angelegte, aber nur wenig entwickelte Drüsen zu sehen, oder haben wir es mit völlig neuen Gebilden zu thun? In welchem Verhältnisse stehen sie zu den übrigen Mundhöhlendrüsen? Ferner, wie ist bei der Wichtigkeit dieser Organe das Schwanken in ihrem Vorkommen zu erklären, wie wir dies bei der Glandula sublingualis wahrnehmen?

Die Lippendrüsen der Säuger sind natürlich denjenigen der Reptilien homolog und in dieselbe Categorie gehört, wie die Entwicklungsgeschichte lehrt, auch die Buccaldrüse der Säuger.

Ihrer Lage, ihrem Lauf und der Mündung ihres einzigen Ausführungsganges, sowie der Beschaffenheit ihres Epithels nach entspricht die Parotis der Mundwinkeldrüse der Vögel und da wir diese als ein Homologon der hinteren Oberlippendrüse resp. der Giftdrüse der Schlangen erkannt haben, so gehören alle drei Drüsen zusammen in eine Categorie. Da nun die genannten Drüsen der Schlangen als Differenzirungen von Lippendrüsen aufzufassen sind, so dürfen wir auch dieselbe Genese für die Parotis erwarten und das wird auch durch das Studium der Entwicklungsgeschichte bestätigt.

Dadurch rückt also die Parotis in die Reihe der Buccaldrüsen ein, deren Zusammengehörigkeit mit den Lippendrüsen oben schon erörtert wurde.

Was nun die Gl. submaxillaris und sublingualis anbelangt, so werden sie bei jedem Säugethier embryonal angelegt, doch kommt nur die erstere, dem Ductus Whartonianus entsprechende Drüse constant zur weiteren Entwicklung, während die andere, welche dem Ductus Bartholinianus entspricht, zuweilen, wie beim Kaninchen, auf der embryonalen Entwicklungsstufe stehen bleibt (Reichel).

Beide sind, da jede nur einen einzigen Ausführungsgang besitzt, je einer einzigen der zahlreichen kleinen Unterzungendrüschen der niederen Thierklassen homolog.

Ferner sind die seitlich von der Zunge der Säuger liegenden, mit zahlreichen Gängen in die Mundhöhle mündenden Schleimdrüsen den Unterzungendrüsen der Reptilien und Vögel gleich zu erachten [1]).

Was endlich die Gaumen- und Zungendrüsen der Säugethiere betrifft, so liegt ihre Homologie mit den gleichnamigen Apparaten der niederen Wirbelthiere auf der Hand.

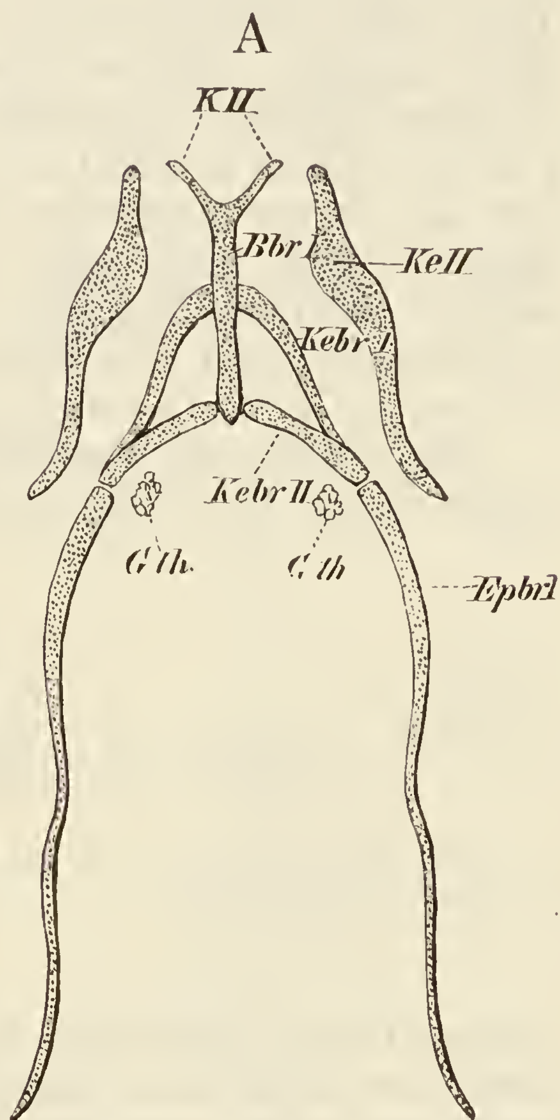
Zunge.

Einwärts von den Kiemenbogen entwickelt sich ein weiteres wichtiges Organ der Mundhöhle, nämlich die **Zunge**.

---

1) Bei den von Blut lebenden Chiropteren (Desmodus) ist die Parotis sehr rückgebildet (H. A. Robin).

Bei **Fischen** hat sie meist noch einen rudimentären Character, indem sie, abgesehen von den Cyclostomen, wo sie beim Sauggeschäft eine wichtige Rolle spielt, nur einen mehr oder weniger dicken Schleimhautüberzug der Copularia des Visceralskelets, d. h. des Zungenbeines, darstellt. In Folge dessen ist sie nur in Gemeinschaft mit dem Visceralskelet beweglich und fungirt, da sie mit Papillen ausgestattet ist, als Empfindungsorgan. Sie kann auch, wie wir schon früher gesehen haben, auf ihrer freien Fläche Zähne tragen (gewisse Teleostier). Von ihrer Umgebung, d. h. vom übrigen Mundhöhlenboden, ist sie bald mehr, bald weniger scharf abgegrenzt, ja in gewissen Fällen, wie bei Plagiostomen, am meisten aber bei Polypterus, erhebt sie sich darüber mit freien Seitenrändern und freier Spitze. In diesem Fall ist sie auch von grösserem, durch eingelagerte Muskeln bedingtem Umfang. Gleichwohl tritt eine Eigenmuskulatur erst in der Zunge der **Dipnoër** und **Amphibien** auf. Hier nimmt das Organ, voluminöser geworden, schon einen viel grösseren Theil der Mundhöhle ein, doch zeigt es noch bei Ichthyoden ein von den Fischen nur wenig abweichendes Verhalten d. h. es ist hier entschieden noch rudimentär [1]). Ueberhaupt handelt es sich in der aufsteigenden Reihe der Amphibien und Reptilien weder im anatomischen Bau noch



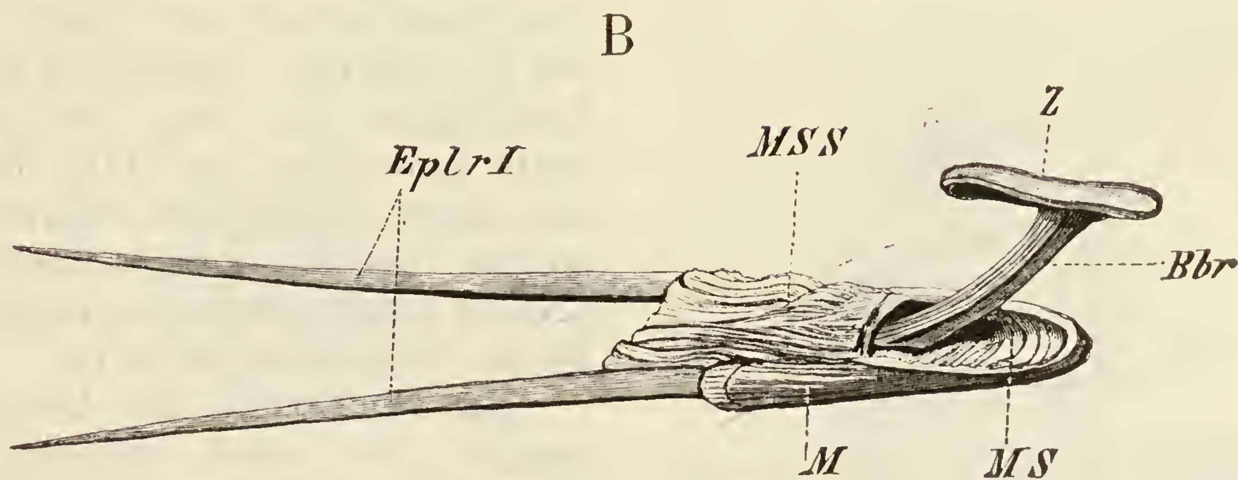


Fig. 385. *A* Zungenbeinkiemenbogen-Apparat von Spelerpes fuscus. *Bbr* Basibranchiale, *KH* Kleine Zungenbeinhörner, *KeH* Keratohyale, *Kebr I* und *II* Erstes und zweites Keratobranchiale, *Epbr I* Erstes Epibranchiale, *G. th.* Glandula thyreoidea.

B Unterkiefer, Boden der Mundhöhle und Zunge von Spelerpes fuscus. *Z* Zunge, *MS*, *MSS* Schleimhaut der Mundhöhle, eine Scheide formirend, *M* Mandibula. Die übrigen Bezeichnungen wie in A.

1) Die aus Anpassungsverhältnissen an die veränderte Lebensweise hervorgehende, grosse Differenz zwischen der Zunge der Ichthyoden und Salamandrinen erhält, wie ich schon vor Jahren gezeigt habe, eine hübsche Parallele in der Umwandlung des Axolotl's in das Amblystoma Weismanni.

in der äusseren Form und der Function der Zunge um eine successive Vervollkommnung. So ist sie z. B. in der sonst hoch entwickelten Abtheilung der Anuren bei den Aglossa noch geringer entwickelt, als bei Ichthyoden, und welche Gegensätze sich bei Schlangen, Sauriern und Crocodiliern finden, wird uns später beschäftigen. Bei den Salamandrinen und Anuren ist sie in den meisten Fällen nur mit ihrem vorderen Ende, sowie mit einem Theil ihrer Ventralfläche an dem Boden der Mundhöhle festgewachsen, doch kann sie auch an ihren Seitenrändern fixirt sein, so dass nur ihr hinterer, häufig eingekerbter Rand frei bleibt. Bei Salamandrina perspicillata und Chioglossa lusitanica finde ich die Zunge nur mit ihrem vordersten Ende im Unterkieferwinkel angewachsen, so dass sie sich hier einer freieren Beweglichkeit erfreut, als bei den meisten übrigen Molchen [1]). Noch weit entfernt aber ist dieser Grad der Beweglichkeit von demjenigen, wie er uns bei den Spelerpesarten, z. B. bei Spelerpes fuscus, entgegentritt.

Hier liegt die rundlich-ovale Zunge ringsum vollkommen frei und sitzt wie ein Pilz (Fig. 385, **B** und 386) auf einem Stiele fest, der, wie bei vielen Reptilien, in einer Scheide ruht, aus welcher er vermittelst eines sehr complicirten Muskelapparates weit hervorgeschnellt werden kann (Fig. 385, **B**, *MSS* und 386) (Wiedersheim). Im engsten Zusammenhange damit steht die enorme Länge des ersten Epibranchiale, das, wie ich bei der Beschreibung des Kopfskelets schon erwähnt habe, die seitliche Halsgegend umgreift und weit unter die Haut des Rückens sich erstreckt.



Fig. 386. Zunge von Spelerpes fuscus, hervorgeschnellt.

Im Gegensatz zu dieser weiten Vorstreckbarkeit der Zunge findet bei den übrigen Amphibien nur ein Umklappen der Zunge nach aussen statt und zwar der Art, dass die mit einem schleimigen Sekret überzogene dorsale Zungenfläche mit grosser Kraft auf die zu erhaschende Beute hingeschlagen wird.

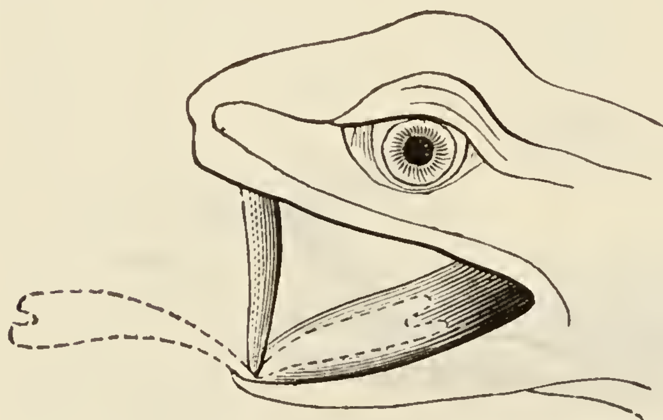


Fig. 387. Froschzunge in drei verschiedenen Akten der Bewegung dargestellt.

Die Oberfläche der Amphibienzunge, wie auch diejenige von Protopterus, besitzt in der Regel ein zart papillöses, sammtartiges

---

1) Die Zunge von Salamandra maculosa ist an ihrer oberen Fläche dicht mit Papillen besetzt, welche grösstentheils in Reihen stehen; es sind theils Papillae filiformes, theils gustatoriae. Letztere tragen Geschmacksknospen. Die Zunge besitzt tubulöse Drüsen, sowie einfache Einsenkungen des Epithels, d. h. Krypten. Die Geschmacksorgane sind ähnlich gebaut, wie die „Endscheiben" der Batrachier, nur erscheinen sie höher und nicht so sehr in die Breite entwickelt. Es finden sich auch sog. Zwillingsknospen, welche Theilungszustände der Geschmacksorgane darstellen. Im Gewebe der Schleimhaut des Mundhöhlenbodens finden sich follikelartige Bildungen, welche, im Schlunde symmetrisch gelagert, wahrscheinlich die Tonsillen repräsentiren.

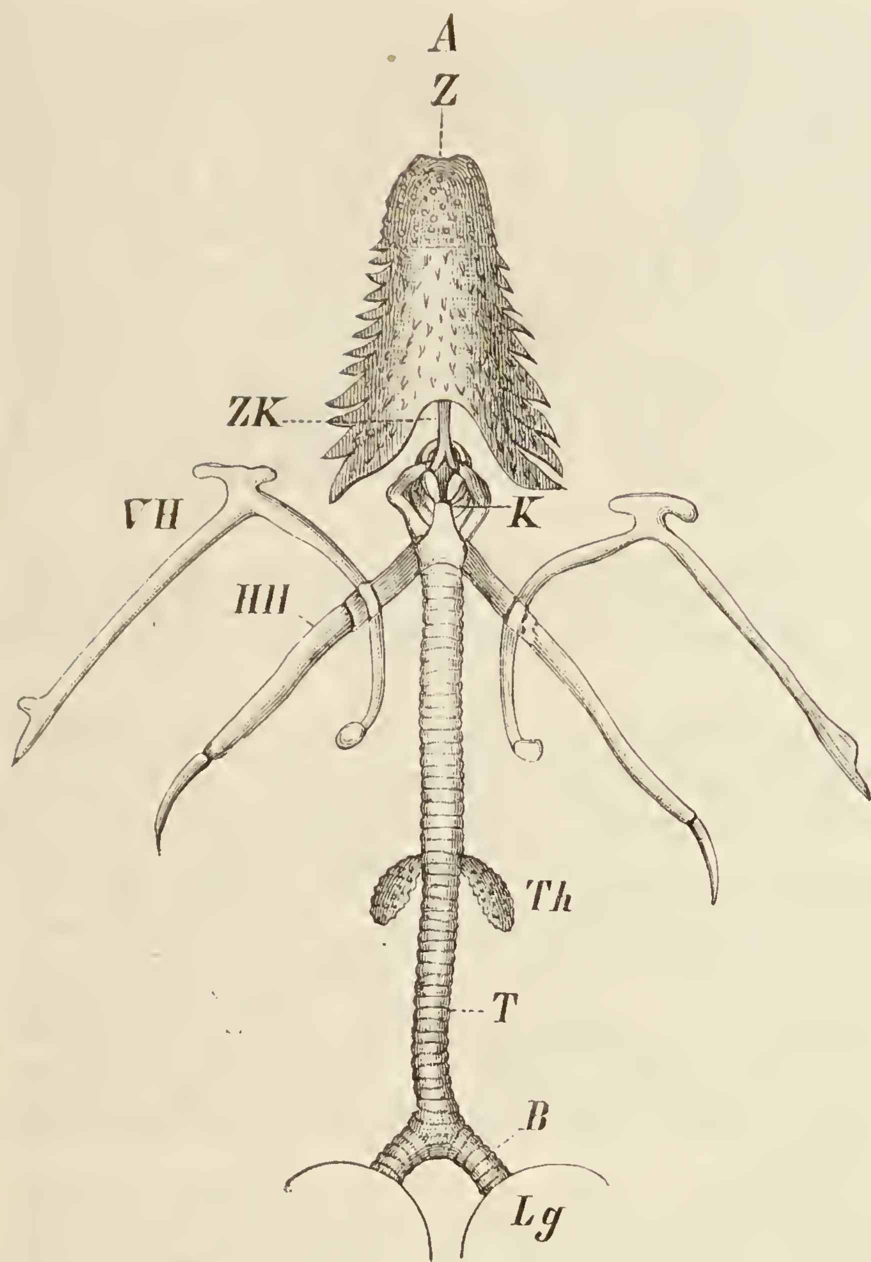
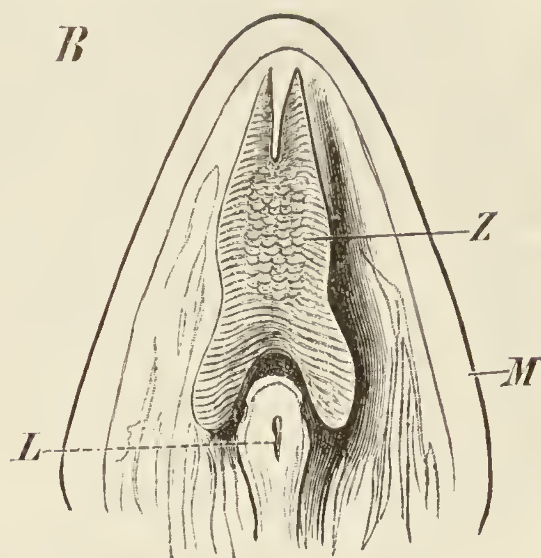
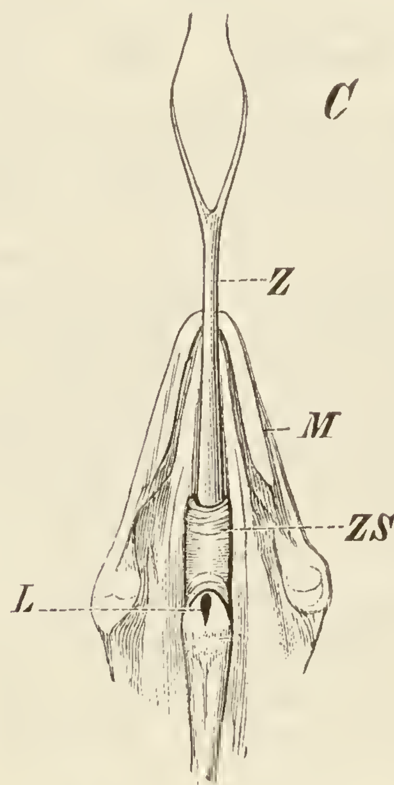
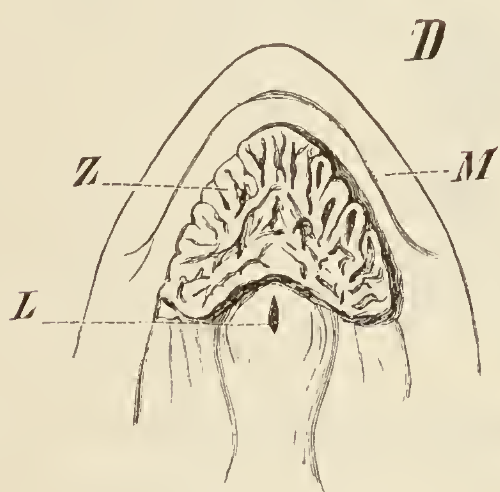


Fig. 388. *A* Zunge, Zungenbeinapparat und Ductus respiratorius von Phyllodactylus europaeus. *Z* Zunge, *ZK* Zungenbeinkörper, *VH* und *HH* vordere und hintere Zungenbeinhörner, *K* Kehlkopf, *Th* Glandula thyreoidea, *T* Trachea, *B* Bronchien, *Lg* Lunge.



B Zunge von Lacerta, *Z* Zunge, *M* Mandibula, *L* Aditus ad laryngem.





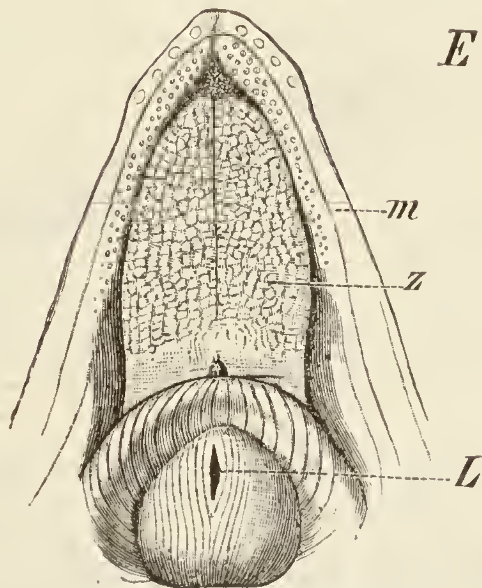


Fig. 388. **C** Von Monitor indicus, **D** von Emys europaea, **E** vom Alligator, *M* Mandibula, *L* Aditus ad laryngem, *ZS* Zungenscheide, *Z* Zunge.

Aussehen, oder ist, ähnlich wie die Unterfläche vieler Pilze, radienartig gefältelt, wie z. B. bei den Amblystomen.

Die absolut freie Beweglichkeit der Zunge, welche bei den Amphibien als Ausnahme betrachtet werden muss, ist bei den meisten **Reptilien** zur Regel geworden.

Bei den **Sauriern** besitzt die Zunge einen ausserordentlichen Grad der Variabilität, so dass man jene Reptiliengruppe nach der Form ihrer Zunge folgendermaassen eingetheilt hat: 1) in Vermilinguia, mit weit vorschnellbarer Zunge (Chamaeleonten), 2) in Crassilinguia, mit dicker, kurzer, fleischiger Zunge, nicht vorstreckbar (Ascalaboten, Iguanen u. A.), 3) in Brevilinguia, mit kurzer, dicker Zunge, vorne mehr oder weniger ausgeschnitten und nur wenig vorstreckbar (Scincoiden und Ptychopleurae), 4) in Fissilinguia, mit zweispitziger, gespaltener, weit vorstreckbarer Zunge (Lacertilier, Ameividae, Monitoren u. A.). Aus letzterer Form ist die weit gespaltene Zunge der **Schlangen** hervorgegangen zu denken.

Ich gehe hier auf die Besprechung einiger Repräsentanten dieser vier Gruppen etwas näher ein und beginne mit der Zunge von Lacerta (Fig. 388, B).

Die am Vorderende gespaltene Zunge ist auch hinten und seitlich etwas eingekerbt; mit ihrem hinteren Ausschnitt umgreift sie den Eingang zum Kehlkopf. Man unterscheidet Längszüge von Muskeln (im Wesentlichen Fortsetzung des M. hyoglossus), zweitens senkrechte, durch die Papillen bis gegen das Epithel aufsteigende Strahlungen (M. genioglossus) und drittens endlich querziehende, bunt durchflochtene Muskeln (Leydig). Dadurch erhält das Organ eine ungemeine Beweglichkeit. Seitlich besitzt die Zunge ein Querfaltensystem, in der Mitte liegt die Zone der Papillen. Sie sind von ungleicher Grösse, alle nach rückwärts gerichtet und an ihrem hinteren Rand mannigfach ausgezackt.

Die ganze Zunge ist von geschichtetem Plattenepithel bedeckt, welches besonders an den zwei Gabelspitzen stark ist und sie steif, hornartig erscheinen lässt. Bei Lacerta agilis ist die Zunge dunkel pigmentirt; drüsige Bildungen fehlen gänzlich (Leydig).

Aehnlich verhält sich die Zunge von Anguis fragilis, nur ist sie etwas kürzer, dicker und vorne etwas stark gegabelt; ihre Oberfläche ist weicher, zottiger und die Papillen sind blattartiger.

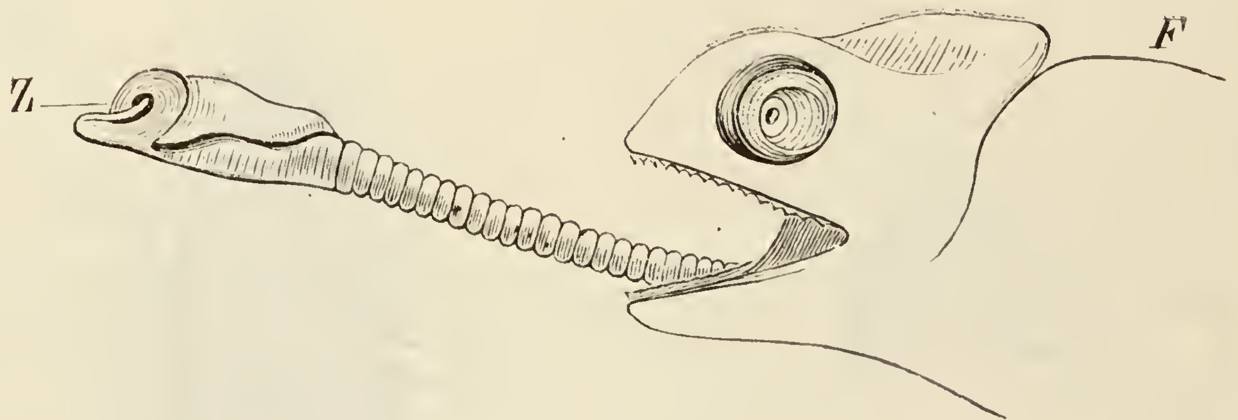


Fig. 389 *F*. *Z* Zunge, von Chamaeleo.

Was die Zunge der Crassilinguia betrifft (Fig. 388, A), so habe ich diejenige von Phyllodactylus europaeus etwas näher studirt. Sie ist dickfleischig und besitzt im Allgemeinen die Form einer mit zwei Widerhaken versehenen, vorne abgebrochenen Pfeilspitze. Das Vorderende ist seicht eingekerbt und die ganze Oberfläche des Organs ist von Papillen bedeckt, die namentlich auf den zackigen Lappen an den Seitenrändern der Zunge eine starke Entwickelung erfahren.

Jene lappigen Bildungen, welche nach hinten an Umfang zunehmen und wodurch die Seitenränder der Zunge ein sägeartiges Aussehen erhalten, sind wohl als die weiter entwickelten Querfalten der Zunge von Lacerta

aufzufassen. Im Gegensatz zu Lacerta finden sich bei Phyllodactylus kleine sackförmige Zungendrüschen, und während die Zunge dort, wie bei Schlangen, aus einer Scheide vorstreckbar ist, fehlt hier letztere und das Organ ist nicht zum Vorstrecken befähigt. Auch die Zunge der Amphisbaenen ist am Boden der Mundhöhle befestigt und entbehrt einer Scheide.

Endlich noch ein Wort über die Zunge der Vermilinguia, deren Kenntniss wir vor Allem Brücke verdanken. Bei Chamaeleo ist das in einen langen drehrunden, nach vorne conisch zulaufenden Stiel verlängerte Zungenbein von einer röhrenförmigen Scheide umschlossen, die, unter dem Einfluss eines Schleimbeutels stehend, einer grossen Verschiebbarkeit fähig ist. In ihrer Wand liegt der M. hyoglossus und an ihrem Ende hängt die eigentliche, durch ein Drüsensecret klebrig gemachte Zunge. In der Ruhelage ist die Scheide quergefaltet, wird aber das Zungenbein durch die Wirkung des Genio- und Mylohyoideus sowie durch die Contraction ihrer Eigenmuskulatur heftig nach vorne gerissen, so wird die Zunge fortgeschleudert und die Scheide nachgezogen.

Durch die Wirkung des Hyoglossus wird sie dann wieder in ihre frühere Lage zurückgerissen.

Die Zunge selbst besitzt eine vielschichtige, äusserst complicirte Eigenmuskulatur, so dass in diesem Organ Alles zur grössten Kraft- und Schnelligkeitsentfaltung tendirt.

Die Zunge der **Schildkröten** ist entweder mit einer dicken höckerigen Epithelschicht, oder wie bei den Testudinea mit langen weichen Papillen überzogen, in welchen sich theils Capillaren und Lymphgefässe, theils Nerven verzweigen (C. K. Hoffmann). Zwischen diesen Papillen oder auch auf ihnen münden sackförmige Drüschen, die sich auch zu stark verästelten Schläuchen entwickeln können. Die ganze Zunge ist von Geschmacksorganen bedeckt und nicht vorstreckbar.

Die Zunge der Seeschildkröten besitzt keine Papillen, sondern nur unregelmässig verlaufende, nicht sehr zahlreiche Wülste und Furchen (C. K. Hoffmann) (Fig. 388 D).

Die Zunge der Crocodilier, welche nicht vorstreckbar ist, besitzt eine verhältnissmässig beträchtliche Dicke und Grösse. In der Ruhelage flach kuchenartig ausgebreitet, erfüllt sie vollständig den Intermandibular-Raum. An ihrem vorderen Ende verjüngt sie sich conisch abgerundet und ist stets länger als breit (Fig. 388 E).

Bei den **Gavialen** füllt die verhältnissmässig kleine Zunge nur den geringen Raum aus, welchen die Hinterenden der beiden Unterkieferhälften in der Gegend ihrer Articulationsstelle zwischen sich fassen. Weiter nach vorne schliessen die schnabelartigen, lang ausgezogenen Kieferspangen so dicht aneinander, dass die Zunge zwischen ihnen unmöglich Raum hätte (C. K. Hoffmann).

Die Oberfläche der **Crocodilierzunge** ist reichlich mit Geschmackspapillen ausgerüstet und an ihren Seitenrändern, wo die Schleimhaut sich bedeutend verdünnt, finden sich zahlreiche, an ihren Rändern häufig eingekerbte Falten, die schief zur Längsachse des Organs gerichtet sind. Die Glandulae linguales habe ich früher im Capitel über die Mundhöhlendrüsen schon erwähnt[1]).

Die im Allgemeinen muskelarme Zunge der **Vögel**, welche sich im Wesentlichen nach der Form des Schnabels richtet, zeigt viele Aehnlichkeit mit derjenigen der Saurier und ist aus ihr hervorgegangen zu denken. Sie besitzt einen hornigen, häufig mit Papillen und spitzen

1) Dies gilt auch für die Ente.

Widerhaken versehenen Ueberzug, ja kann sogar an ihrem Vorderende gegabelt sein (Trochiliden) und eine pinselartige Form gewinnen, wie unter den Psittaci bei den Trichoglossinae. Bei Spechten, deren monströse, den ganzen Schädel umwickelnde Epibranchialia ich schon beim Kopfskelet geschildert habe, kann die an ihrem Vorderende mit spitzen Widerhaken versehene und mit Vater'schen Körperchen überreich ausgestattete Zunge, die hier zu einem Greiforgan geworden ist, mittelst eines complicirten Muskelmechanismus weit aus der Mundhöhle hervorgestossen werden. Aehnliches findet sich bei Trochiliden.

Beim Kreuzschnabel endlich ist das verhornte Vorderende schaufelförmig ausgehöhlt, kurz es finden sich die allerverschiedensten Modificationen und alle diese fallen unter den Gesichtspunkt von Anpassungen, wie sie sich nach der Art der Nahrungsaufnahme herausgebildet haben.

Am meisten entwickelt ist die Zunge der Raubvögel und Papageien, bei welch letzteren sie ein breites, dickes, fleischiges Organ darstellt; allein ihre weiche, teigige Beschaffenheit beruht speciell bei Papageien nicht sowohl auf einer stark entwickelten Eigenmuskulatur, als vielmehr auf Fett, Gefässen und Drüsen. Gleichwohl ist eine Eigenmuskulatur bei Papageien — und dies gilt auch für die Wachtel — wohl ausgeprägt (Prinz Ludwig Ferdinand von Bayern). Dasselbe gilt bis zu einem gewissen Grade auch für die Lamellirostres und für Phoenicopterus. In scharfem Gegensatz zu jenen grossen Zungen steht die kleine, rudimentäre Zunge des Pelikans, des Storches u. A.

Was endlich die Zunge der **Säugethiere** anbelangt, so hat sie hier, was Volumen, Beweglichkeit und vielseitigste Functionsfähigkeit betrifft, ihre vollendetste Entwicklung erreicht und unterliegt, wie überall, je nach Art der Nahrungsaufnahme, den allerverschiedensten Modificationen. Trotzdem aber herrscht in dem Verhalten der ausserordentlich reich entwickelten Muskulatur, welche auf das Zungenbein, den Unterkiefer und die Zunge selbst einwirken, bei der Mehrzahl der Säugethiere eine grosse Uebereinstimmung. Nur bei den Vermilinguia, bei Myrmecophaga und Dasypus weicht die Binnenmuskulatur von dem allgemeinen Verhalten ab. Es handelt sich hier um eine unter der Submucosa liegende, sehnige Umhüllung des ganzen Organs und diese hat als Angriffspunkt für alle transversellen und verticalen Muskelzüge zu gelten (Prinz Ludwig Ferdinand von Bayern). Stets besitzt die Zunge zahlreiche Drüsen[1]) und ist auf ihrer Oberfläche mit den mannigfaltigsten Tast- und Geschmacksorganen[2])

1) In der Zunge des Menschen und der Säugethiere finden sich zwei Arten von Drüsen. Die eine Art liegt vorzugsweise in der Gegend der Zungenwurzel, die andere an den Papillae circumvallatae und foliatae. Die erstere Art besteht aus verästelten, tubulösen Schleimdrüsen mit hellem, durchsichtigem Epithel; die zweite Art (seröse Drüsen von Ebner) ist traubenförmig und besitzt ein grobkörniges, undurchsichtiges Epithel. Es handelt sich dabei um wirkliche kleine Speicheldrüsen. Schaf, Ziege, Schwein, Pferd, Kaninchen, Meerschweinchen, Eichhörnchen, Fuchs, Hund und Igel besitzen vorzugsweise die letztere Art, Fledermaus, Gürtelthier, Maulwurf und Katze haben dagegen vorherrschend Schleimdrüsen. Beim Menschen, bei Affen, Mäusen und Ratten halten sich beide Drüsen annähernd das Gleichgewicht.

Die in der Zungenspitze des Menschen liegende Nuhn'sche Drüse findet sich auch beim Orang und beim Schafe. Bei letzterem ist sie eine gewönliche Schleimdrüse; beim Menschen und beim Orang dagegen liegen Schleim- und Speicheldrüsenelemente eng in einander gefilzt (Podwisotzky).

2) Am schönsten und grössten entwickelt finde ich die Papillae circumvallatae beim Lama.

versehen, auf die ich schon im Capitel über die Sinnesorgane hingewiesen habe. Dazu gesellen sich hie und da noch verhornte stachelige Fortsätze der Epithelschicht (Felinen), die sich auch auf andere Theile der Mundschleimhaut ausdehnen können (Hufthiere).

Bei weitaus der grössten Zahl der Säuger besitzt die Zunge eine platte, vorne abgerundete, bandartige Form und ist vorstreckbar. Eine grosse Länge erreicht sie bei Echidna und bei Myrmecophaga, doch ist sie auch bei Wiederkäuern stattlich entwickelt und dient hier, indem sie die Gräser umschlingt, zum Abreissen derselben.

So ist sie hier nicht allein Fühl- und Geschmacksorgan, sondern ist auch noch zum Greiforgan geworden, und wenn wir noch hinzufügen, dass sie in Verbindung mit anderen Theilen des Vorderdarmes auch noch zu einem Saug-, ja sogar, wie beim Menschen, zu einem Sprachorgan werden kann, so haben wir alle ihre Functionen aufgezählt[1]).

An der Unterfläche der Zunge mancher Säuger findet sich ein merkwürdiges, aus einem Faltensystem bestehendes Organ, das von Gegenbaur als **Unterzunge** beschrieben worden ist. Diese Sublingua zeigt sich in stärkster Entwicklung bei den Prosimien und zwar am selbständigsten bei Stenops, wo es sich um einen inneren durch Knorpel-, Fett- und Bindegewebe gestützten Kern und um eine äussere Schleimhautumhüllung handelt, deren Epithelbelag sich zu Papillen erhebt und die Neigung zur Verhornung zeigt. Bei Tarsius und Lemur ist offenbar schon eine grössere Rückbildung eingetreten, indem z. B. bei letzterem Thier der knorpelige Stützapparat schon ganz geschwunden ist und das Organ seine Selbständigkeit der Zunge gegenüber bereits eingebüsst und sich mit dieser verbunden hat. Offenbar besass die Unterzunge früher ein gut ausgebildetes Stützskelet und dieses kann nur von niederen Thierklassen, und zwar speciell von den Reptilien her vererbt sein. Dabei ist jener vom Basihyale in die Zunge sich erstreckende stäbchenartige Fortsatz ins Auge zu fassen, wie er bei Sauriern und Cheloniern zur Beobachtung kommt.

Dadurch gewinnt die Unterzunge die Bedeutung eines der Zunge niederer Wirbelthiere morphologisch gleichwerthigen Organes und es erhellt daraus, dass die eigentliche Säugethierzunge mit den Zungen niederer Vertebraten nicht homologisirbar, dass sie also nicht ein von früheren Zuständen ererbtes Organ, sondern dass sie bis zu einem gewissen Grade neu erworben ist. Somit handelt es sich bei der Zunge und Unterzunge um zwei Gebilde von sehr verschiedenem phylogenetischen Werthe. Wahrscheinlich hat sich die Muskelzunge aus dem hintersten Theil der in der Rückbildung begriffenen Unterzunge hervorgebildet (Gegenbaur).

Die Entwicklungsgeschichte der Zunge, auf die ich bei der Besprechung der Schilddrüse etwas näher eingehen will, hat bisher zur Klarstellung der Sublingua keinen Beitrag zu liefern vermocht.

Ehe ich mich nun zur Betrachtung des Darmcanales der einzelnen Wirbelthiergruppen wende, will ich hier die Betrachtung zweier Organe

1) Bei vielen Säugern (Carnivoren, Insectivoren z. B.) findet sich im Innern der Zunge, der Medianebene entsprechend, ein eigenthümliches, theils bindegewebiges, theils musculöses Gebilde, die sogen. Lyssa, deren hinteres, fadenförmiges Ende mit dem Zungenbeinkörper zusammenhängt. Seine phylogenetische Bedeutung scheint noch nicht klar, es lässt sich nur so viel sagen, dass es als Ursprungs- u. Ansatzpunkt mit der Binnenmuskulatur in enger Verbindung steht.

einschieben, die, wie ich schon oben angedeutet habe, im Bereich des Vorderdarmes, beziehungsweise aus Wucherungen seines Epithels nach Analogie drüsiger Organe, entstehen, ich meine die **Glandula thyreoidea** und **thymus.**

Glandula thyreoidea.

An der ventralen Circumferenz des Kiemensackes der Ascidien existirt ein rinnenförmiges Divertikel, das als Endostyl oder als Hypobranchialrinne bezeichnet wird.

Dieses Organ, das in ähnlicher Anlage auch bei Amphioxus getroffen wird, bleibt dauernd gegen den Kiemensack geöffnet. Da nun bei sämmtlichen Wirbelthieren die Schilddrüse ebenfalls als Divertikel der ventralen Schlundwand resp. der primitiven Mundbucht entsteht (Fig, 390, *Hp*, *R*) und da ihre freie Communication mit dem Schlundlumen bei Ammocoetes lange Zeit noch direkt nachweisbar ist, so liegt der Gedanke sehr nahe, die Schilddrüse der Wirbelthiere mit dem Endostyl der Ascidien in Parallele zu stellen (W. Müller). Dieser Auffassung steht eine andere, nemlich die von Dohrn, entgegen.

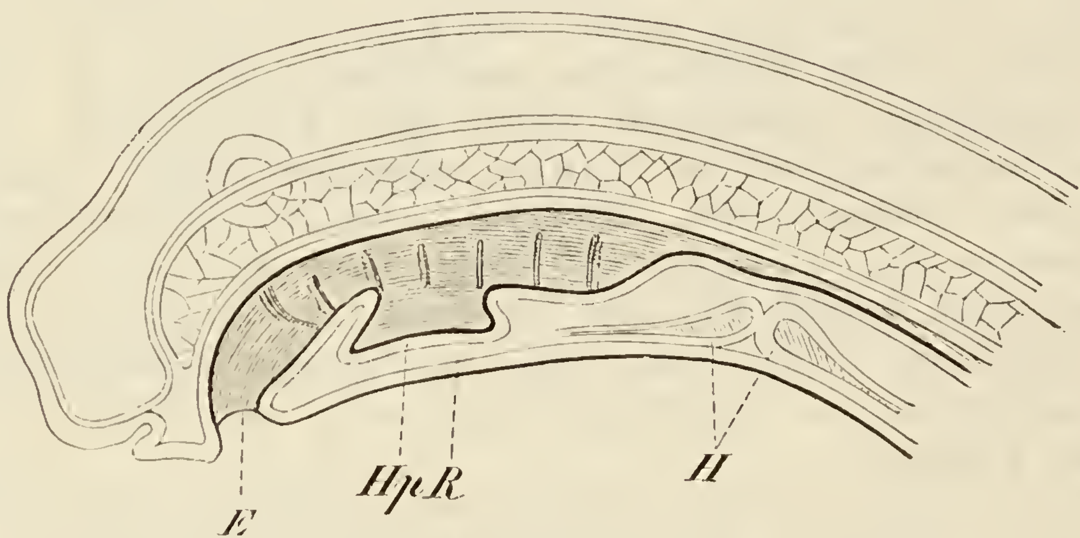


Fig. 390. Längsschnitt durch den Kopf von Ammocoetes. Aus Gegenbaur, nach einer Zeichnung von Calberla.
E Eingang zur Mund-Kiemenhöhle, *HpR* Hypobranchial-Rinne, *H* Herz.

Nach diesem Autor entspricht die Schilddrüse auf Grundlage ihrer topographischen Verhältnisse zum Visceralskelet und ihrer Beziehungen zum Gefäss-System (die Arteria thyreoidea entspringt bei Selachiern aus der A. hyoidea) dem letzten Rest der zwischen Hyoidbogen und Hyomandibulare zu Grunde gegangenen Kiemenspalte (vergl. das Kopfskelet). Das Befremdende, was in der unpaaren Anlage des Organs liegen mag, verschwindet unter Berücksichtigung der von Dohrn vertretenen Ansicht über die erste Anlage des Mundes, worüber ich mich früher schon ausgesprochen habe. Wie für diesen, so nimmt Dohrn auch für die Gl. thyreoidea und die Hypophyse eine Entstehung aus zwei verschmolzenen Kiemenspalten an.

Was nun die Entwicklungsgeschichte der Schilddrüse anbelangt, so ist sie bei Selachiern und Teleostiern[1]) genau be-

1) Eine vortreffliche, unter grösserem Gesichtspunkt unternommene, und auf sämmtliche Wirbelthierklassen sich erstreckende entwicklungsgeschichtliche und vergleichend morphologische Arbeit über die Schilddrüse und die Thymus verdanken wir P. de Meuron (vergl. das Litteratur-Verzeichniss).

kannt. Hier wie dort handelt es sich um eine unpaare (solide) Wucherung des ventralen Schlundepithels im Bereich der vorderen Theilung des S-förmig gebogenen Herzschlauches, und wie sich bei der Umwandlung des Ammocoetes und Petromyzon eine Abschnürung des Organs vom Darmrohr vollzieht, so gilt dies auch im Laufe der Entwicklungsgeschichte für alle übrigen Vertebraten.

Zu jener unpaaren, nach dem Typus einer Drüse erfolgenden Anlage tritt nun bei Selachiern noch eine hinter dem letzten Kiemenbogen, zwischen Pharynx und Pericard auftretende, paarige Anlage hinzu. Diese von P. de Meuron als „Glandes thyreoïdes accessoires" bezeichnete Schilddrüsenportion, entspricht nach dem eben genannten Autor den zuerst von van Bemmelen nachgewiesenen „Suprapericardial-Körpern der Selachier, von welchen bei den Respirations-Organen wieder die Rede sein wird.

Wie bei den Selachiern, so entsteht auch bei den Amphibien, Sauropsiden und Säugern die Schilddrüse in Form einer, im Bereich des zweiten Visceralbogens erfolgenden medianen Wucherung des Mundepithels (Unpaarer Theil der Drüse); dazu kommt aber auch hier noch eine zweite, im Bereich des hintersten Abschnittes des Visceralskeletes erfolgende Anlage des Organs (Paariger Theil der Drüse), und diese ist, wie P. de Meuron mit Recht hervorhebt, ebenso wie dort mit den sogenannten Suprapericardialkörpern der Selachier in Parallele zu stellen; d. h. es handelt sich auch hier um den letzten Rest eines früher vorhandenen, letzten hintersten Kiemenspalten-Paares. Dabei ist zu bemerken, dass die oben erwähnte unpaare Portion im Laufe der Entwicklung in zwei Lappen zerfallen kann (Amphibien, Vögel) und dass zwischen den beiden Drüsenanlagen im Lauf der Entwicklung mehr oder weniger starke Lageverschiebungen beobachtet werden, wie dies später genauer geschildert werden soll.

So sehen wir also in der Anlage der Schilddrüse in der ganzen Reihe der Vertebraten einen einheitlichen Grundplan durchgeführt und es erscheint von Interesse, die Entwicklung des Organes wenigstens an einem Typus genauer zu verfolgen. Ich wähle hierzu die Säugethiere und unter diesen speciell den Menschen, wo die betreffenden Verhältnisse durch His eine erschöpfende Darstellung erfahren haben. Zuvor bemerke ich aber, dass sich hier die Entwicklungsgeschichte der Gl. thyreoidea von derjenigen der Zunge nicht trennen lässt, so dass auch letztere bis zu einem gewissen Grade wenigstens in den Kreis der Betrachtung zu ziehen ist.

Die Zunge entsteht beim Menschen aus einer doppelten Anlage, nämlich aus einer unpaaren, am Mundhöhlenboden liegenden Protuberanz („Tuberculum impar") und aus den in der Medianlinie zusammentreffenden zweiten und dritten Visceralbogenwülsten. Aus den letzteren entsteht der sogenannte Zungengrund oder die Zungenwurzel, aus jener unpaaren Protuberanz dagegen der Zungenkörper. Dadurch wird ein Theil des primitiven Mundhöhlenbodens überbrückt, und die so entstehende Bucht wird dadurch immer mehr von der Oberfläche abgeschlossen, dass beide Zungenanlagen aufeinander zurücken und sich schliesslich aneinander anlegen. Aus jenem abgeschnürten Hohlraum geht eine Epithelblase hervor und diese ist nichts anderes als die obgenannte unpaare oder mittlere Schilddrüsenanlage. Diese communicirt eine Zeit lang an der Verwachsungsstelle von Zungengrund und Zungenkörper mit der Zungenoberfläche und die Oeffnung dieses „Ductus thyreo-glossus" ist nichts anderes als das sogenannte

Foramen coecum. Dieser Verbindungsgang bleibt auch beim erwachsenen Menschen häufig noch auf $2\frac{1}{2}$ und mehr Centimeter sondirbar und auf Grund der Existenz dieses Ganges ist es erklärlich, wie sich der sogenannte mittlere Lappen der Schilddrüse nach oben in einen Fortsatz verlängern kann, der häufig Abschnürungen in mehrere (2—4) übereinander liegende Bläschen zeigt (Bursa suprahyoidea, praehyoidea etc.) (His).

Ausser jener in der ventralen Mittellinie entstehenden Schilddrüsenanlage giebt es nun, wie oben erwähnt, auch noch eine weiter nach hinten liegende seitliche paarige. Diese entsteht dadurch, dass sich der untere, neben dem Kehlkopfeingang liegende Theil des primären Rachenbodens von der Haupthöhle abschliesst und zu einem selbständigen, dem Larynx seitlich anliegenden Epithelialgebilde umwandelt. Später rücken die Seitenanlagen und das Mittelstück der Schilddrüse zusammen.

Anfangs zeigt das ganze Organ unverkennbar einen drüsigen Character, später aber tritt eine Umgestaltung seiner gröberen und feineren Strukturverhältnisse auf, die den ursprünglichen Drüsen-Character mehr oder weniger verwischt. Es zerfällt in eine Anzahl solider Lappen und Läppchen, die erst später ein Lumen bekommen, von Bindegewebe umwachsen und ausserordentlich reich vascularisirt werden. Im Innern finden sich dann entweder, wie bei vielen Fischen und allen Amphibien, grosse, helle, blasige Follikel, die von einem Epithel ausgekleidet sind, oder treten, wie dies bei höheren Wirbelthieren der Fall ist, daneben noch cylindrische Schläuche auf, die sich mehrfach verästeln, d. h. Sprossen treiben und ein Lumen bekommen, später aber zu soliden Kugeln abgeschnürt werden und den runden Follikeln gegenüber in den Hintergrund treten. Dabei spielen die anfangs lacunären, später aber enger werdenden und netzartig sich durchflechtenden Blutbahnen die allergrösste Rolle.

So besteht die normale, fertige, exquisit acinöse Schilddrüse der Säuger aus rings geschlossenen Drüsenblasen, die von einem reichen Capillarnetz und einer bindegewebigen Hülle umgeben sind. Durch letztere werden sie von den zunächst liegenden Blasen isolirt, und indem dann wieder mehrere Blasen zusammen einen gemeinsamen fibrösen Ueberzug erhalten, resultirt daraus der lappige Bau.

So besitzen wir also in der Schilddrüse ein Organ, das in gewisser Beziehung zu den rudimentären zu rechnen ist, das aber andrerseits nur einen Funktionswechsel eingegangen zu haben scheint. Dafür spricht seine bedeutende, bis zum vollendeten Körperwachsthum zunehmende Grösse, sowie die enorm reiche Versorgung mit starken Blutgefässen bei Säugethieren, wie z. B. beim Menschen.

Weiter sprechen dafür die in den letzten Jahren gemachten klinischen Erfahrungen. Wird nämlich einem jüngeren Individuum die ganze Schilddrüse exstirpirt, so machen sich eigenartige Ernährungsstörungen (anämische Zustände, verringertes Wachsthum des Skeletes und Idiotie — man denke auch an den mit Kropfbildung häufig einhergehenden Cretinismus! —) bemerklich.

Aus alle dem folgt, dass die Schilddrüse eine hohe physiologische Bedeutung haben muss, wenn auch vorderhand über das Wie noch keine Rechenschaft gegeben werden kann.

Ich wende mich nun zur Beschreibung der Schilddrüse bei den einzelnen Hauptgruppen der Vertebraten. Was zunächst die Schilddrüse von **Ammocoetes** betrifft, so halte ich mich bei ihrer Beschreibung an die Darstellung von A. Schneider.

Der Eingang zu der Drüse liegt in der Mundhöhle ventralwärts zwischen der dritten und vierten Kiemenspalte. Man geräth zunächst in zwei dicht neben einander liegende Röhren, die sich nach vorne bis zum Ende der Kiemenschlundhöhle, nach hinten bis zur Grenze zwischen der fünften und sechsten Kiemenspalte erstrecken. Ausser diesen beiden Röhren zweigt sich gleich an der Mündung jederseits noch eine Röhre ab, die etwa $1\frac{1}{2}$ Spiralwindungen erzeugt. Alle diese Röhren sind von Wimperepithelien ausgekleidet, zwischen welchen die Drüsen ausmünden.

Bei Petromyzon wird das Organ zum weitaus grössten Theil zurückgebildet. Aus dem übrig bleibenden Abschnitt, der sich vom

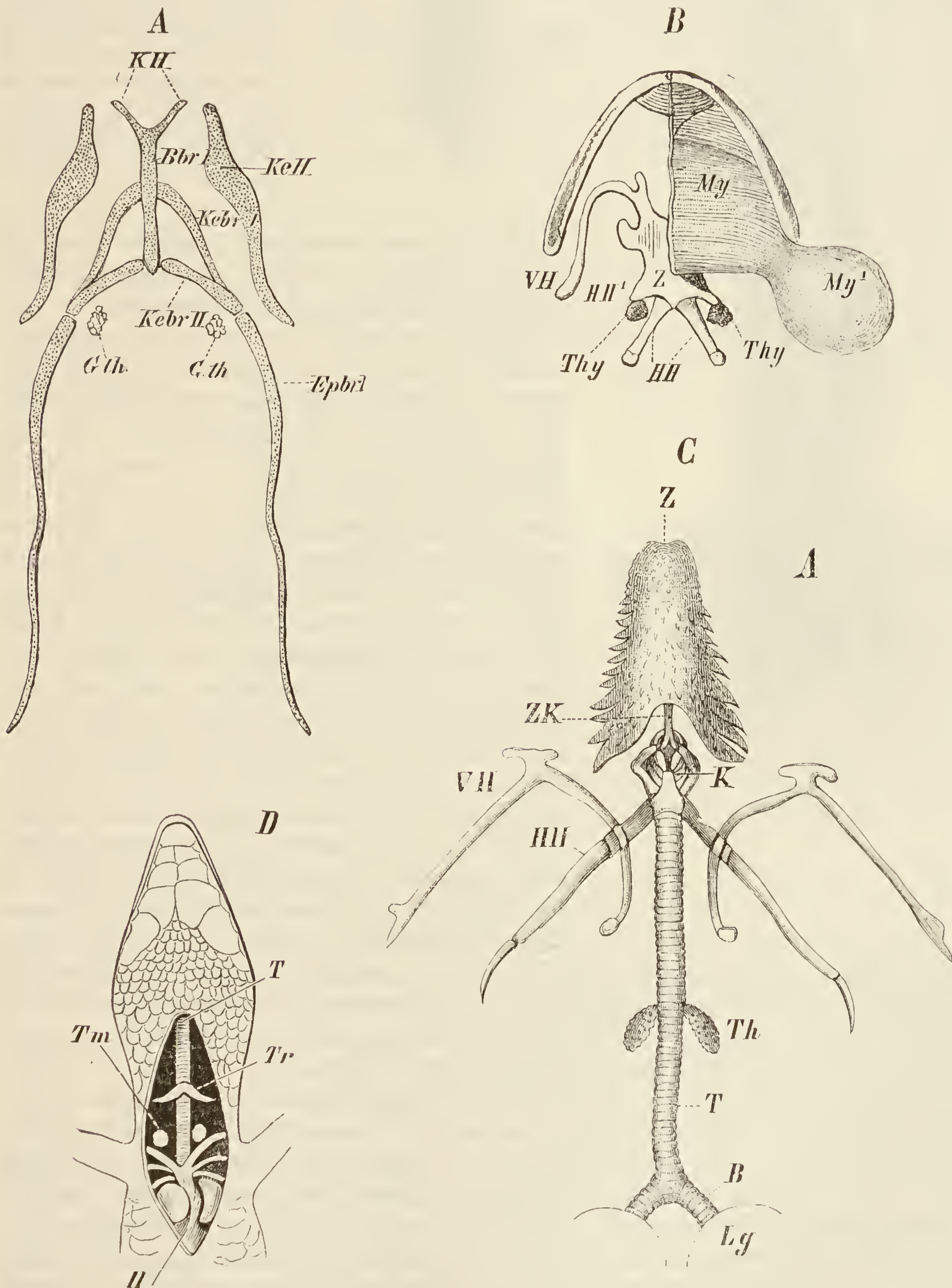


Fig. 391, *A—D*. Lage der Glandula thyreoidea resp. thymus, *A* bei Spelerpes fuscus, *B* bei Rana esculenta, *C* bei Phyllodactylus europaeus, *D* bei Lacerta

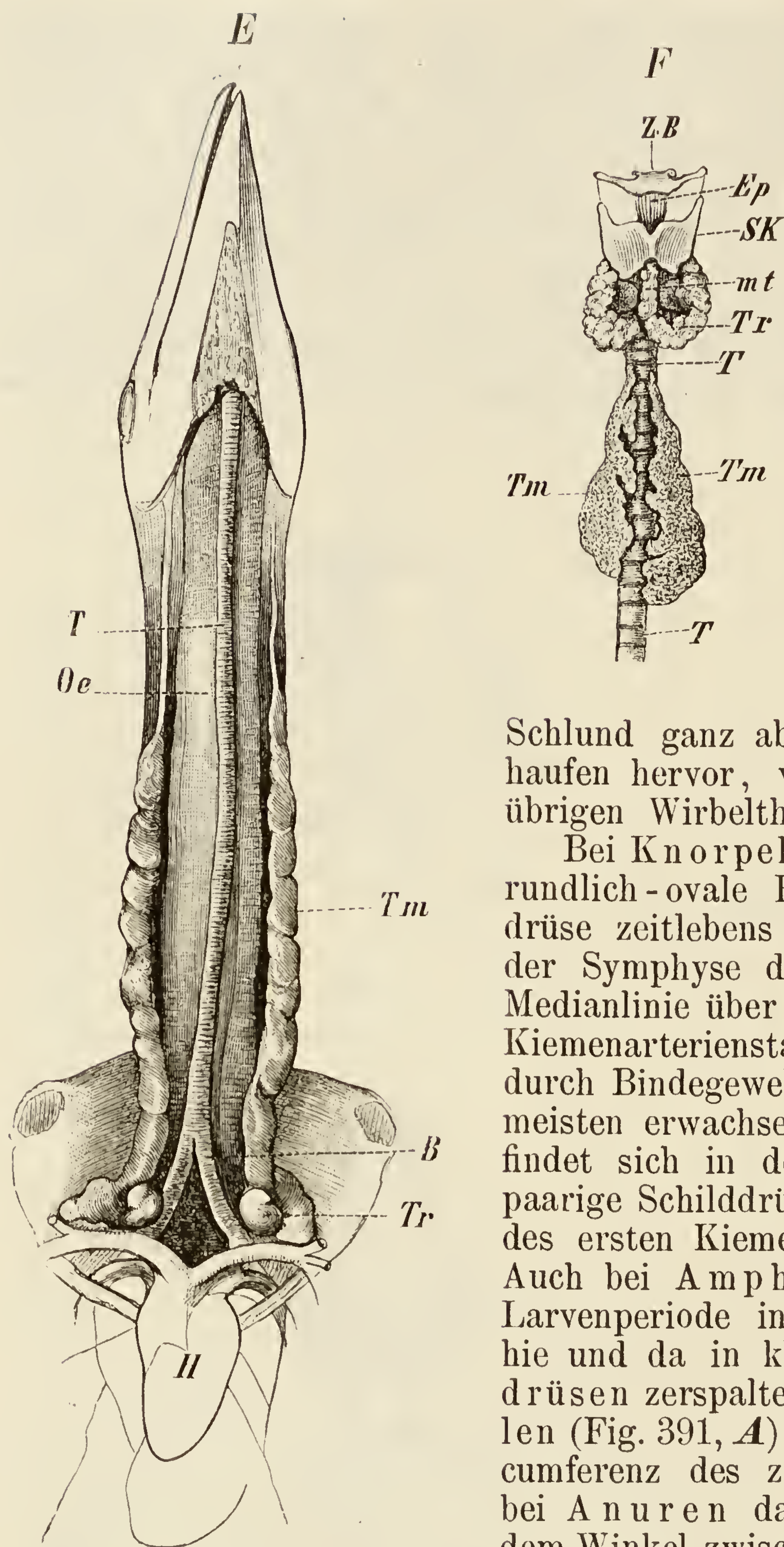


Fig. 391 *E*, *F*. Lage der Glandula thyreoidea resp. thymus, *E* bei einem jungen Storchen, *F* beim Menschen. *Thy*, *Tr*, *G. th.* und *Th* alles Bezeichnungen für die Glandula thyreoidea, *mt* sogenannter mittlerer Lappen derselben, *Tm* Glandula thymus, *T* Trachea, *Oe* Oesophagus, *H* Herz, *B* Bronchien, *Lg* Lunge, *K* Kehlkopf, *Z* Zunge, *ZB* und *ZK* Zungenbeinkörper, *VH* und *HH* vordere und hintere Zungenbeinhörner, *My* M. mylohyoideus, bei *My*[1] den Kehlsack überziehend, *SK* Schildknorpel, *Ep* Epiglottis.

Schlund ganz abschnürt, gehen Follikelhaufen hervor, wie wir sie auch bei den übrigen Wirbelthieren beobachten.

Bei Knorpelfischen ist die unpaare rundlich-ovale Hauptportion der Schilddrüse zeitlebens unpaar und liegt unter der Symphyse des Unterkiefers, in der Medianlinie über der Bifurcationsstelle des Kiemenarterienstammes, an welchem sie durch Bindegewebe befestigt ist. Bei den meisten erwachsenen Knochenfischen findet sich in der postfoetalen Zeit eine paarige Schilddrüse, die am hinteren Ende des ersten Kiemenbogens ihre Lage hat. Auch bei Amphibien ist sie nach der Larvenperiode in der Regel paarig und hie und da in kleinere Nebenschilddrüsen zerspalten. Sie liegt bei Urodelen (Fig. 391, ***A***) stets an der hinteren Circumferenz des zweiten Keratobranchiale, bei Anuren dagegen (Fig. 391, ***B***) in dem Winkel zwischen den hinteren grossen Zungenbeinhörnern und dem Körper des Zungenbeins. Bei Coecilia liegt die aus zahlreichen, kleinen Bläschen bestehende Glandula thyreoidea an der vorderen Circumferenz des M. levator arcus ultimi, bei Siphonops annulatus dagegen an der Kreuzungsstelle des Hypoglossus mit dem Vagus.

Bei manchen Sauriern trifft man sie hinter der Mitte der Trachea (Fig. 391, ***C***, ***D***), bei Cheloniern, Crocodiliern und Ophidiern ist sie, wenn auch unpaar, so doch oft zweilappig und liegt über den grossen Gefässen, nachdem diese aus dem Herzen herausgetreten sind. Histologisch stimmt sie mit der Fisch- und Batrachier-Thyreoidea vollkommen überein, d. h. besteht aus einem Aggregat zahlreicher, mit einem wasserhellen, eiweisshaltigen Inhalt gefüllter, runder Blasen, zwischen welche sich Trabekel von der, das gesammte Organ umgebenden, fibrösen Aussenhülle hineinziehen.

Ebenfalls vor dem Herzen, am Ursprung der Carotiden liegend, aber paarig angeordnet, treffen wir, wie oben schon erwähnt, die Schilddrüse bei den Vögeln (Fig. 391, *E*). (Auf der Abbildung ist die hintere paarige Schilddrüsenportion nicht eingezeichnet. Sie müsste nach hinten und lateralwärts von der Hauptportion liegen.)

Unter den Säugethieren endlich ist der zwei- beziehungsweise dreilappige Charakter der Schilddrüse allgemein verbreitet und zwar löst sich das Organ, was auch schon bei den Reptilien und Vögeln der Fall ist, von der Schlundwand vollständig ab und kommt immer mehr auf die Ventralseite der Trachea resp. des Larynx zu liegen. Dabei sind die beiden Seitenlappen entweder vollständig getrennt oder sind sie durch einen mehr oder minder starken Isthmus der dem früher schon erwähnten mittleren Lappen entspricht, mit einander verbunden (Fig. 391, *F*). Letzteres gilt auch speciell für den Menschen, wo das Organ stets eine stattliche Grösse erreicht und wo auch sogenannte Nebenschilddrüsen keine allzu seltene Erscheinungen sind. Vergl. hierüber pag. 522, wo von der Bursa prae- und suprahyoidea die Rede ist. Die Bursa suprahyoidea findet sich unter 200 Leichen circa 50—60 mal und sie ist neuerdings von Zuckerkandl eingehend beschrieben worden. Sie liegen vor oder über dem Zungenbein, oder auch auf dem Ligamentum conicum, sowie an der Membrana thyreo-hyoidea und über dem Isthmus der Schilddrüse. Die tiefste Stelle, wo sich Nebenschilddrüsen finden, ist der Arcus Aortae.

Glandula Thymus.

Die stets eine bilaterale Anlage besitzende Thymus bildet sich bei Selachiern aus einer Epithel-Wucherung im oberen Winkel der I.—V. Kiemenspalte und zwar in der Nähe der Vagus-Ganglien. Auch im Bereich des Spritzloches macht sich noch der Ansatz einer Thymusanlage bemerklich. Es handelt sich also um ein Material, welches ursprünglich wahrscheinlich dem Respirationsapparat dienstbar gemacht werden soll, und dass es nicht mehr dazu kommt, beruht vielleicht darauf, dass die oberen Winkel der Kiemenlöcher von der dorsalen Kiemenmuskulatur überdacht werden. Durch letzteren Umstand kommt es zu allmäliger Abschnürung von Kiemenspalten-Epithel (A. Dohrn).

Ganz ähnlich entsteht auch bei Teleostiern die Thymus (welche sich hier einige Wochen später anlegt, als die Schilddrüse) aus soliden Epithelwucherungen der dorsalen Enden der Kiemenspalten. Diese verschmelzen jederseits später zu einer spindelförmigen Masse, die nach aussen von den dorsalen Kiemenbögen an der Basis cranii zu liegen kommt. Später wandern von der Umgebung massenhaft lymphoide Zellen in das Gewebe ein, so dass der ursprüngliche, epitheliale Charakter immer mehr verwischt und durch Lymphfollikel ersetzt wird. Endlich findet eine theilweise Einschmelzung des lymphoiden Gewebes statt, das Organ zeigt sich von Höhlen durchzogen und verfällt der regressiven Metamorphose (Maurer).

Auf diese ursprünglich multiloculäre, d. h. aus mehreren oder allen Kiemenspalten erfolgende Anlage der Thymus weisen auch meine Befunde an Gymnophionen (Fig. 393, *C*, *Thy*) hin. Hier, wie auch bei manchen Vögeln (junge Enten und Finken) und Schlangen



handelt es sich um eine grössere oder geringere Zahl (5—6) oft ganz getrennter Blasen oder Schläuche.

Bei Säugethieren und speciell beim Menschen entsteht die Thymus nicht, wie man bisher allgemein annahm, aus einer inneren Schlundtasche, sondern aus der epithelialen Auskleidung des vierten, dritten und theilweise auch noch des zweiten, von der äusseren Haut aus einschneidenden Kiemenschlitzes, sowie der zugehörigen Kiemenbogenwülste[1]).

Es handelt sich dabei um eine Wanderung aller dieser Gebilde in die Tiefe und um eine schliessliche Abschnürung derselben von der Oberfläche; kurz nach den Mittheilungen von W. His, dem ich in der obigen Schilderung gefolgt bin, wäre die Thymus der Säugethiere ektodermaler Abkunft[2]).

In wie weit die Thymusdrüse der Säugethiere homolog ist derjenigen der übrigen Vertebraten, darüber lässt sich vorläufig nichts Bestimmtes behaupten (vergl. die Note 2).

Fig. 392. Thymus eines Kaninchenembryos von 16 Tagen, vergr. Nach Kölliker. Im oberen, kopfwärts schauenden Theil des Organs sieht man das Lumen eines Canales.

In ihrer weiteren Entwicklung ändert nun die Thymus der Art ihren histologischen Charakter, dass sie aus einem ursprünglich epithelialen Organ, wie früher bei den Teleostiern schon angedeutet wurde, in ein lymphoides umgewandelt wird und als solches in der Foetalperiode oder auch noch einige Zeit lang nach der Geburt eine hohe physiologische Rolle zu spielen hat. Welcher Art dieselbe ist, lässt sich vorderhand nicht mit Sicherheit entscheiden.

Was die Lage des Organs betrifft, so befindet es sich bei **Fischen** in der Regel im Bereich der Kiemenhöhle; so bei Myxinoiden hinter

1) Bei Selachiern betheiligen sich 4, vielleicht auch 5 (falls sich die Antheilnahme seitens des Spiraculums bestätigen sollte), bei Anuren nur 1 (die zweite), bei Sauriern 3 (die zweite, dritte und vierte), bei Vögeln und Säugern in der Regel 2 (die dritte und vierte) Kiemenspalte an der Bildung der Gl. Thymus.

2) Nach andern Autoren entsteht die Thymus der Säuger, im Gegensatz zu allen übrigen Vertebraten, ihrer Hauptmasse nach, als ein blindsackartiger, ventralwärts liegender, hohler Auswuchs der dritten Kiementasche, während die dorsale, solide, epitheliale Portion der dritten, sowie die aus der vierten Kiemenspalte entstehende Abtheilung eine nur sehr untergeordnete Rolle spielen. Nie kommt es zu einer Vereinigung der von der dritten Kiemenspalte gelieferten Portion mit derjenigen der vierten. Letztere bleibt zeitlebens bei Säugern getrennt und tritt in nahe Lagebeziehungen zur hinteren (paarigen) Anlage der Gl. thyreoidea.

Es ist sehr plausibel, dass gewisse bis jetzt räthselhafte Gebilde am Hals zahlreicher Wirbelthiere, wie z. B. die **Carotisdrüse**, ihren Ursprung jenem Theil der Thymusanlage verdanken, welcher aus einer Verdickung des Epithellagers an der dorsalen Wand der dritten und vierten Kiemenspalte hervorgeht. Dieser Theil würde sich somit einer ungleich längeren Existenz erfreuen, als die oben erwähnte, blindsackartige Ausstülpung der dritten Kiemenspalte, welch' letztere bald wieder verschwindet. Diese wäre eine in der Säugethier-Reihe neugemachte Erwerbung, während jene persistirenden Gebilde in genetischer Beziehung der Thymus der niederen Vertebraten homolog wären (P. de Meuron).

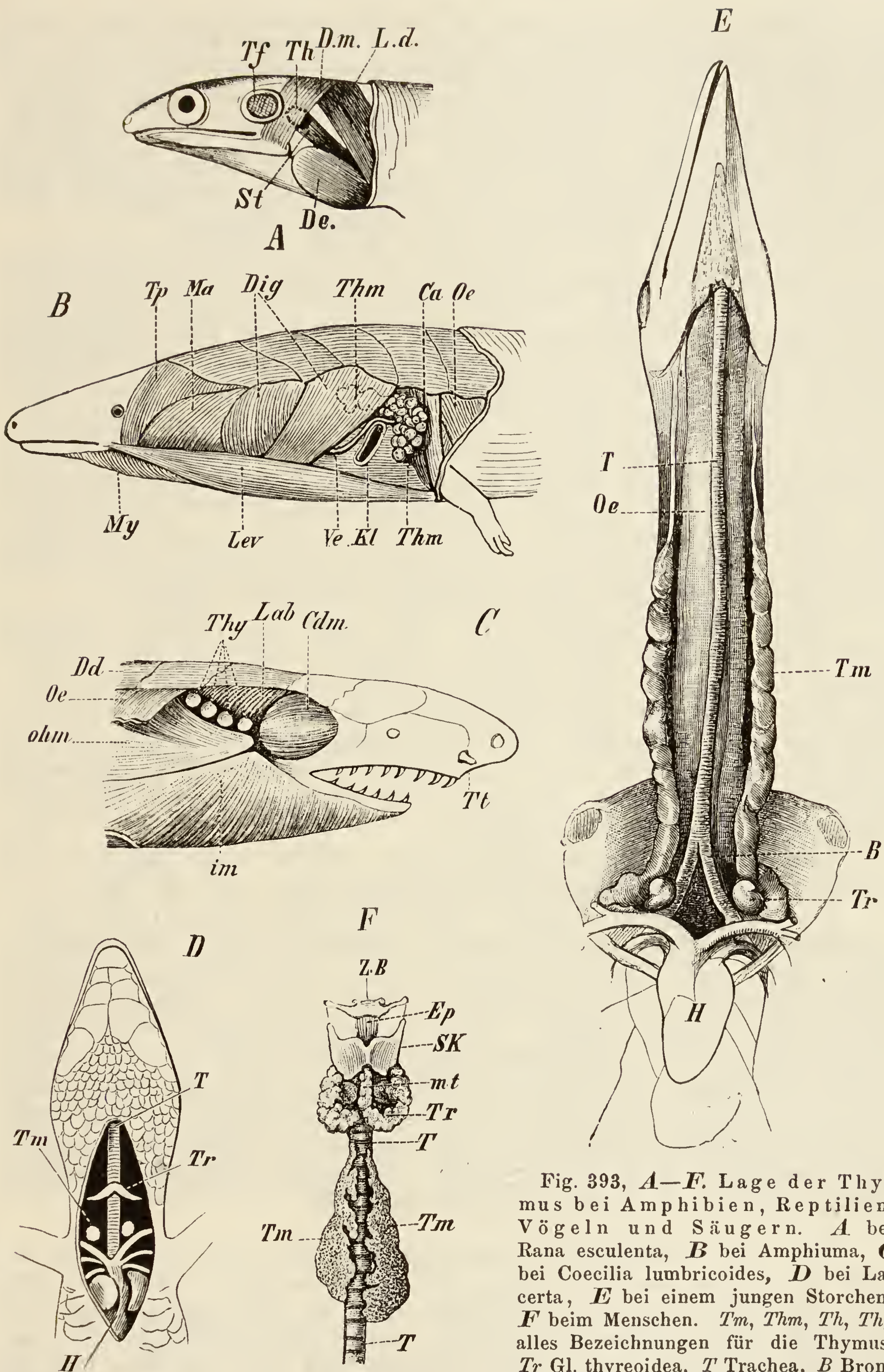


Fig. 393, *A—F.* Lage der Thymus bei Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugern. *A* bei Rana esculenta, *B* bei Amphiuma, *C* bei Coecilia lumbricoides, *D* bei Lacerta, *E* bei einem jungen Storchen, *F* beim Menschen. *Tm*, *Thm*, *Th*, *Thy* alles Bezeichnungen für die Thymus, *Tr* Gl. thyreoidea, *T* Trachea, *B* Bronchien, *Oe* Oesophagus, resp. M. obliquus externus bei Coecilia lumbr. und Amphiuma, *Tf* Trommelfell, *Cdm* M. cephalo-dorso-maxillaris, *ohm* M. omo-humero-maxillaris, *Lev* M. levator mandibulae, *My*, *im* M. mylohyoideus s. intermaxillaris, *Lab* M. levator arcuum branch., *Dd* Dorsale Partie des grossen Seitenrumpfmuskels, *Dm* M. depressor mandibulae, *Ld* M. latissimus dorsi, *De* M. deltoides, *St* M. sternocleidomastoideus, *Tp* M. temporalis, *Ma* M. masseter, *Dig* M. digastricus, *Ca* M. cucullaris, *Kl* Kiemenloch von Amphiuma, *Ve* Vena jugularis.

den Kiemen, bei Selachiern auf den Kiemensäcken, zwischen diesen und der Rückenmuskulatur, bei Ganoiden und Teleostiern an der hinteren oberen Grenze der Kiemenhöhle auf dem Ramus lateralis Vagi in der Gegend der häutigen Commissur, welche den Kiemendeckel mit dem Schultergürtel verbindet, längs des Os scapulare.

Bei **Amphibien** liegt die kleine, unscheinbare Thymus hinten und oben vom Unterkiefergelenk, in dem Winkel, den der M. depressor mandibulae und der Latissimus dorsi mit einander erzeugen.

Bei Rana esculenta (Fig. 393, ***A***, *Th*) wird sie zum grössten Theil von dem Fleisch des erstgenannten Muskels bedeckt. Bei Gymnophionen (Fig. 393, ***C***, *Thy*) gewinnt sie einen grösseren Umfang und besteht, wie oben schon erwähnt, entweder aus einer wechselnden Anzahl hinter einander liegender runder oder birnförmiger Bläschen (Coecilia, Siphonops), oder aber stellt sie, wie z. B. bei Epicrium, eine einzige grosse, an den Rändern stark gelappte Masse dar. Stets ist sie von Blutgefässen überreich ernährt und liegt am hinteren Ende des Unterkiefers in einer Bucht, die der M. omo-humero-maxillaris mit dem M. levator arcuum branchialium erzeugt (Wiedersheim). Bei allen Amphibien befindet sich die Thymus in unmitelbarer Nähe der Vena jugularis und der sie begleitenden Lymphgefässe; sie ist stets von einer sulzigen oder öligen, fettreichen Substanz umgeben.

Bei **Reptilien** (Fig. 393, ***D***, *Tm*) liegt jede Thymus zur Seite einer Vena jugularis und meistens entfernter vom Kopf als bei Amphibien. So liegt sie bei Sauriern, Cheloniern und Crocodiliern an der Grenze von Hals und Thorax vor dem Herzen und besitzt eine sehr wechselnde Form und Ausdehnung. Bei Sauriern ist sie meistens rundlich oder oval, bei jungen Crocodilen und neugeborenen Seeschildkröten dagegen bandartig gestreckt und nimmt die ganze Länge des Halses ein (Stannius).

Letzteres gilt auch als Regel für die Thymus vieler Vögel, wo sie zeitlebens einen bedeutenden Umfang besitzt (Fig. 393, ***E***, *Tm*).

Bei **Säugern** (Fig. 393, ***F***, *Tm*) liegt das mächtige Organ seiner grössten Ausdehnung nach im Thorax, unmittelbar hinter dem Sternum, also ventral vom Herzen und den mit ihm in Verbindung stehenden, grossen Gefässen. Nur zum kleinsten Theil ragt es, ventral und seitlich von der Trachea liegend, in die Halsgegend hinauf. Seine Rückbildung scheint bei verschiedenen Säugethieren zeitlich sehr zu variiren und ist jedenfalls beim Menschen am genauesten studirt. Gegen das Ende des zweiten Lebensjahres scheint hier die Thymus auf der Höhe ihrer Entwicklung zu stehen und geht nun einer regressiven Metamorphose entgegen; allein bis ins höchste Greisenalter trifft man zuweilen fettige, hinter dem Sternum liegende Residuen.

Ueber die sogenannte Winterschlaf- oder Fettdrüse der Insectivoren, Nager und Fledermäuse ist entwicklungsgeschichtlich bis jetzt noch gar Nichts bekannt. Das Organ liegt als eine lappige Masse im Brustraum, wo es beim Murmelthier, prävertebral verlaufend, bis zum Zwerchfell hinabragt; es erstreckt sich aber von hier aus auch noch an den Hals, unter die Scapula und sogar bis auf den Rücken.

Eine ähnliche Ausdehnnng hat es bei der Wühlmaus, doch ragt es hier bis zur Kiefergegend hinauf; relativ am mächtigsten ist es beim Igel.

Histologisch ist es bis jetzt nur wenig bearbeitet, doch ist so viel sicher, dass es sich um keine eigentliche Drüse, sondern wahrscheinlich um ein adenoides, fettreiches und ungemein reich vascularisirtes Gewebe handelt.

2) Vorderdarm im engeren Sinn.

Der Vorderdarm im engeren Sinn schliesst sich an die Mundhöhle meistens ohne scharfe Grenze an. Nur bei Säugethieren liegt, wie ich schon oben erwähnt habe, zwischen beiden ein häutig-muskulöses Faltensystem, das man als weichen Gaumen (Palatum molle) oder als Gaumensegel bezeichnet und das in der dorsalen Mittellinie einen zapfenartigen Vorsprung, die sogenannte Uvula, tragen kann.

Unter allen übrigen Wirbelthieren begegnen wir nur beim Crocodil einer ähnlichen Abgrenzung der Mundhöhle, doch kommt es hier nie zur Bildung einer Uvula und die betreffende Falte besteht nur aus Bindegewebe, das von der Mucosa überzogen wird. Dennoch aber kann durch Hebung des Zungenbeinkörpers resp. des darüber liegenden, zwischen Zunge und Larynx befindlichen Schleimhautwalles, der dadurch dem Gaumensegel entgegenkommt, die Mundhöhle von den Athemorganen abgesperrt werden (C. K. Hoffmann).

Da man bei niederen Vertebraten nicht überall von einem differenzirten Magen sprechen kann, so hat man, wie Gegenbaur zuerst mit vollem Recht betont hat, auf jene Stelle des Darmrohres zu achten, von welcher aus in embryonaler Zeit die Leber ihre Entwicklung genommen hat. Diese Stelle, welche der Einmündung des Gallenausführungsganges (Ductus hepato-entericus) entspricht, bezeichnet in typischer Weise stets den Anfang des Mitteldarmes. Ein Magen wird somit nur vor jener Mündung gesucht werden dürfen. Da nun aber, wie später aus der speciellen Betrachtung hervorgehen wird, der vor jener Stelle liegende Darmabschnitt zuweilen, wie z. B. bei vielen Fischen, ausserordentlich kurz ist, so begreift man, dass die Verdauung nicht in ihm, sondern in einem weiter zurückliegenden Darmabschnitt, also im Mitteldarm, erfolgen kann. „Eine hier dem Mitteldarm zukommende Funktion wird also in den höheren, differenzirten Zuständen auf eine vor dem Mitteldarm befindliche Darmstrecke übertragen, die aus dem Vorderdarm sich sondert“ (Gegenbaur).

Eine solche ganz allmälige Sonderung sehen wir in Anpassung an die Qualität und Quantität der aufzunehmenden Nahrung schon in der Reihe der Fische und Dipnoër auftreten; schon hier kommt es nicht nur zur Erweiterung eines Magens mit Bildung eines Saccus coecus, sondern auch zu einer Streckung, beziehungsweise Schlingenbildung desselben (Selachier). Nur daraus erklären sich die — sonst ganz unverständlichen — Beziehungen des N. vagus zum Magen, insofern der ursprünglich nur eine Passage zwischen Kiemenhöhle und Mitteldarm darstellende, indifferente Vorderdarm von der in das Gebiet des Vagus fallenden Kiemenhöhle überhaupt nicht scharf abzugrenzen ist (Gegenbaur).

Fische.

a) AMPHIOXUS.

Der Kiemenschlauch geht unter schwacher Verengerung direkt in den Darm über, der in gestreckter Richtung verläuft. Dieses enge Anfangsstück wird von allen Autoren als Oesophagus aufgefasst und an diesen schliesst sich ein erweiterter Abschnitt, der „Magen“, in den ein Blindsack mündet, der gewöhnlich auf der rechten Seite des Kiemenschlauches liegt; doch wird er zuweilen auch auf der linken Seite getroffen (A. Schneider).

Jener Blindsack, den man gewöhnlich als Leberausstülpung

bezeichnet, repräsentirt dem oben Mitgetheilten gemäss, die Grenze zwischen Vorder- und Mitteldarm. Die Zellen des Magens und der Leberausstülpung enthalten ein grünes Pigment; Drüsen fehlen gänzlich. In der das Darmepithel von aussen her umschliessenden, dünnen, bindegewebigen Haut hat Langerhans ein reiches Capillarnetz sowie ein Stratum eigenthümlich geformter Zellen nachgewiesen, die er, obwohl sie formell von glatten Muskelzellen sehr abweichen, als Componenten einer Tunica muscularis aufzufassen geneigt ist [1]).

b) CYCLOSTOMEN.

Wie bei Amphioxus, so verläuft auch hier der Tractus intestinalis ganz gerade durch die Leibeshöhle und nirgends kommt es zu einer deutlichen Differenzirung der drei Darmabschnitte.

Was zunächst den Querder betrifft, so beginnt der Vorderdarm hinter dem weiten Kiemenkorb, dorsal vom Herz, mit starker Verengerung, welcher dann eine plötzliche Erweiterung folgt. An dieser Stelle mündet der Gallengang sowie linkerseits eine acinöse Drüse, die man vielleicht als Pankreas oder auch als erste Andeutung der sogenannten Appendices pyloricae bezeichnen kann, wie sie uns bei höheren Fischen begegnen werden. Hier an diesen Punkt haben wir also den Beginn des Mitteldarmes zu setzen und der nach vorne daran sich schliessende, gleichmässig enge Darmabschnitt repräsentirt den ganzen Vorderdarm, d. h. den Oesophagus und Magen.

Bei der Umwandlung des Querders in das fertige Neunauge schliesst sich die Kiemenhöhle durch eine Gewebswucherung nach hinten blindsackartig ab, während dorsal davon der Oesophagus weiter nach vorne auswächst, so dass also jener enge Darmabschnitt bei Petromyzon viel weiter vorne seinen Anfang nimmt. (Vergl. Fig. 468, **A, B**).

Der Pharynx führt somit in zwei Canäle, einen ventral liegenden Kiemensack und einen dorsal liegenden Oesophagus, der auch hier ohne deutliche Grenze in den Magen übergeht. Letzterer ist durch eine Klappe gegen den Mitteldarm abgeschlossen.

Ganz ähnlichen Verhältnissen begegnen wir auch bei den Myxinoiden, indem auch hier der Mitteldarm hinter dem engen Vorderdarm mit plötzlicher Erweiterung beginnt. Zwei bis drei Millimeter hinter dieser Erweiterung mündet der Gallengang ein, welcher, nachdem er aus der Gallenblase hervorgetreten ist, von der vorderen und hinteren Leber je einen Ductus hepaticus erhält. (Vergl. Fig. 446.) Wie bei den Petromyzonten so findet sich auch im Vorderdarm der Myxinoiden ein zartes Längsfaltensystem.

Was den feineren Bau des Darmes von Ammocoetes und Petromyzon betrifft, so verdanken wir hierüber A. Schneider und P. Langerhans genauere Nachrichten. Wie überall, so unterscheidet man auch hier eine aus zwei Schichten, einer äusseren Längs- und einer inneren Querlage, bestehende Muscularis. Letztere wird übrigens in der grössten Ausdehnung des Tractus von der Muscularis mucosae an Ausdehnung übertroffen, d. h. sie ist sehr dünn. Am dicksten ist die (eigentliche) Darmmuskulatur am Enddarm und in der Nähe des Pankreas, wo sie eine Art von Sphincter erzeugt. Das Muskelgewebe besteht nicht wie sonst aus

1) A. Schneider stimmt Langerhans hierin bei, erklärt aber die Muskelhaut, die am Uebergang zum Kiementheil am dicksten und theilweise quergestreift sein soll, für doppelschichtig.

Fasern oder Faserzellen, sondern aus Fibrillen, die zu anastomosirenden Bündeln vereinigt sind.

Zwischen den beiden Muskelschichten liegen in cavernösen Räumen des End- und Mitteldarmes zahlreiche Capillaren und jenes cavernöse Gewebe ist besonders reichlich in jener Spiralfalte entwickelt, die wir bei der Betrachtung des Mitteldarmes kennen lernen werden. Chylusgefässe sind bis jetzt noch nicht nachgewiesen, dagegen finden sich, zumal im Vorderdarm und gegen den Enddarm zu zahlreiche Follikelanhäufungen, die A. Schneider als Andeutungen der Milz betrachtet[1]).

An Stelle des Sympathicus, welcher den Cyclostomen fehlt, tritt jederseits der Ramus intestinalis Vagi zum Darmrohr, wo er feinste Plexus erzeugt, welche von zahlreichen multipolaren, zur Muscularis in engster Beziehung stehenden Ganglien durchsetzt sind. (Vergl. das Nervensystem.) Ueber die Histologie des Darmepithels werde ich später eine auf sämmtliche Hauptabtheilungen der Vertebraten sich erstreckende Uebersicht geben.

c) DIPNOËR.

Ich füge die Dipnoër aus dem Grunde hier ein, weil es bei ihnen so wenig als bei Cyclostomen zur Differenzirung eines deutlichen Magens kommt und der ganze Darm gerade gestreckt, und durch ein Band an die vordere Bauchwand fixirt, nach hinten läuft.

Oesophagus und Magen, welche links von der Leber liegen, gehen ohne Grenze in einander über und sind durch eine deutliche Einschnürung von dem mit plötzlicher Erweiterung beginnenden Mitteldarm abgesetzt. Am ganzen Darmrohr kann man zwei, wenn auch sehr dünne Muskelschichten unterscheiden, und eine, trichterartig in die erste Kammer der Spiralfalte einragende Pylorusklappe ist gut entwickelt. Wenige Millimeter nach hinten von der Pylorus-Einschnürung mündet von der rechten Seite her der Ductus choledochus genau an der Stelle in den Darm, wo innen die Spiralklappe beginnt. Auf der rechten Seite des Vorderdarmes, auf's engste durch Bindegewebe mit ihm verlöthet, liegt ein weissliches, drüsiges Organ, das zugespitzt unmittelbar hinter dem Herzen seinen Anfang nimmt und in seinem Lauf nach rückwärts auf die Wurzel der Spiralklappe trifft, in die es sich einsenkt. Ich werde später darauf zurückkommen.

Die soeben gegebene Schilderung bezieht sich auf Protopterus, doch kann sie im Wesentlichen auch auf Ceratodus ausgedehnt werden. Bei letzterem kommt es übrigens schon zu einer schärferen Differenzirung des Magens.

d) SELACHIER.

Chimaera schliesst sich insofern an die Cyclostomen und Dipnoër an, als es hier äusserlich zu keiner Differenzirung des Magens kommt. Die erste deutliche Auftreibung des Darmrohres entspricht auch hier dem Beginn des Mitteldarmes, wo der Gallengang einmündet.

Der ganze indifferente Vorderdarm besitzt eine quergestreifte Muskulatur und dies gilt auch für Squaliden. Bei diesen läuft der stets mächtig entwickelte, ausserordentlich derbwandige Oesophagus und

---

1) A. Schneider entdeckte in der Darmwand von Petromyzon merkwürdige, an Amylum erinnernde Substanzen, die sich auf Jodzusatz blau färben. In den Epithelien finden sich gelbe und grüne Farbstoffe. Beide Substanzen werden in den Darm entleert, wo sich dann grössere, geschichtete Körner aus ihnen bilden. Die Chemie der letzteren ist unbekannt.

Magen (Fig. 394, *M*), entweder mit oder ohne Bildung eines Blindsackes, eine weite Strecke gerade nach hinten gegen die Cloake (Pars descendens) und biegt dann in Form des sog. Pylorusrohres (*PR*) (Pars ascendens) scharf nach vorne gegen die Leber um, wo er theils durch das Bauchfell, theils durch den Gallengang und die Pfortader angeheftet wird.

Durch diesen Umstand ist eben der Mitteldarm ein für allemal an die Leber fixirt, so dass das Auswachsen, d. h. die Schlingen- und Blindsackbildung des Magens genau in der geschilderten Weise erfolgen muss; mit andern Worten: es handelt sich um einen Einfluss der Leber auf die Gestaltung des Magens und es folgt daraus, dass die Leber ein älteres Organ ist als der Magen (Gegenbaur).

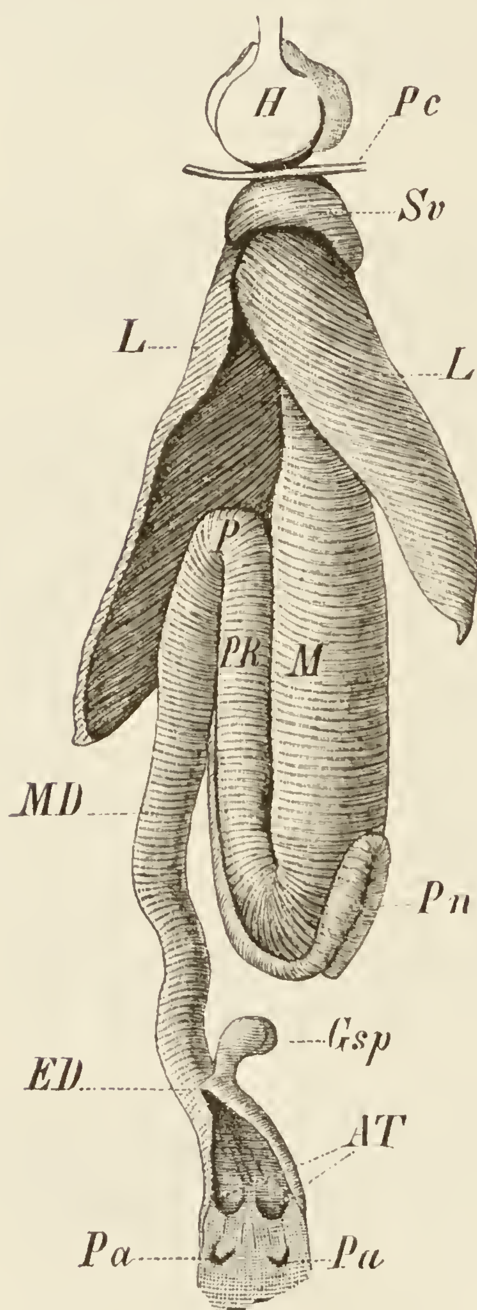


Fig. 394. Tractus intestinalis eines Squaliden.
H Herz, *Pc* durchschnittenes Pericard, *Sv* Sinus venosus, *LL* die beiden Leberlappen, auseinandergeklappt, so dass der Magen (*M*), das Pylorus-Rohr (*PR*) und die Gegend des Pylorus (*P*) sichtbar wird, *MD* Mitteldarm, *ED* Enddarm, *Gsp* Glandula superanalis, *AT* Analtaschen, *PaPa* Ausmündung der Pori abdominales, *Pn* Pankreas.

Von jener Anheftungsstelle an der Leber, in deren Nähe der Gallengang einmündet, biegt der Darm wieder nach hinten um und ebendaselbst liegt beim Foetus der Ductus vitello-intestinalis.

Vom Oesophagus ist der Magen in der Regel äusserlich nicht deutlich abgesetzt, innen aber findet sich an der Grenze zwischen beiden zuweilen eine Ringfalte und auch der Schleimhautcharacter ist ein verschiedener. Der Eingang in den Oesophagus grenzt sich von der Kiemen-Rachenhöhle durch eine fein bezahnte Falte ab, die rechts und links vom letzten Kiemenbogen aus in's Lumen vorspringt.

Während bei Squaliden die in der Mittellinie enge zusammenstossenden Leberlappen den grössten Theil des Tractus intestinalis und vor allem die cylindrisch oder spindelartig geformte Pars descendens des Magens von der Ventralseite her bedecken, liegen sie bei Rochen weit auseinander und zwischen ihnen und theilweise ventral davon liegt der stark in die Breite entwickelte, voluminöse Magen frei zu Tage. Er besitzt etwa die Form des Krötenmagens und ragt bis zur Cloake nach hinten.

e) GANOIDEN.

Bei Acipenser (Fig. 395 und 396) besitzt der Magen eine grosse Länge, ist von schlanker, darmähnlicher Form und lässt sich äusserlich vom Oesophagus (*Oe*) nicht deutlich abgrenzen. Man kann an ihm ein in der Axenverlängerung der Kiemen-Rachenhöhle liegendes, spindelförmig aufgetriebenes Anfangsstück (*M*) unterscheiden, an dessen dorsaler Wandung der schlitzartige Eingang (*Ad*) in den Ductus pneumaticus gelegen ist.

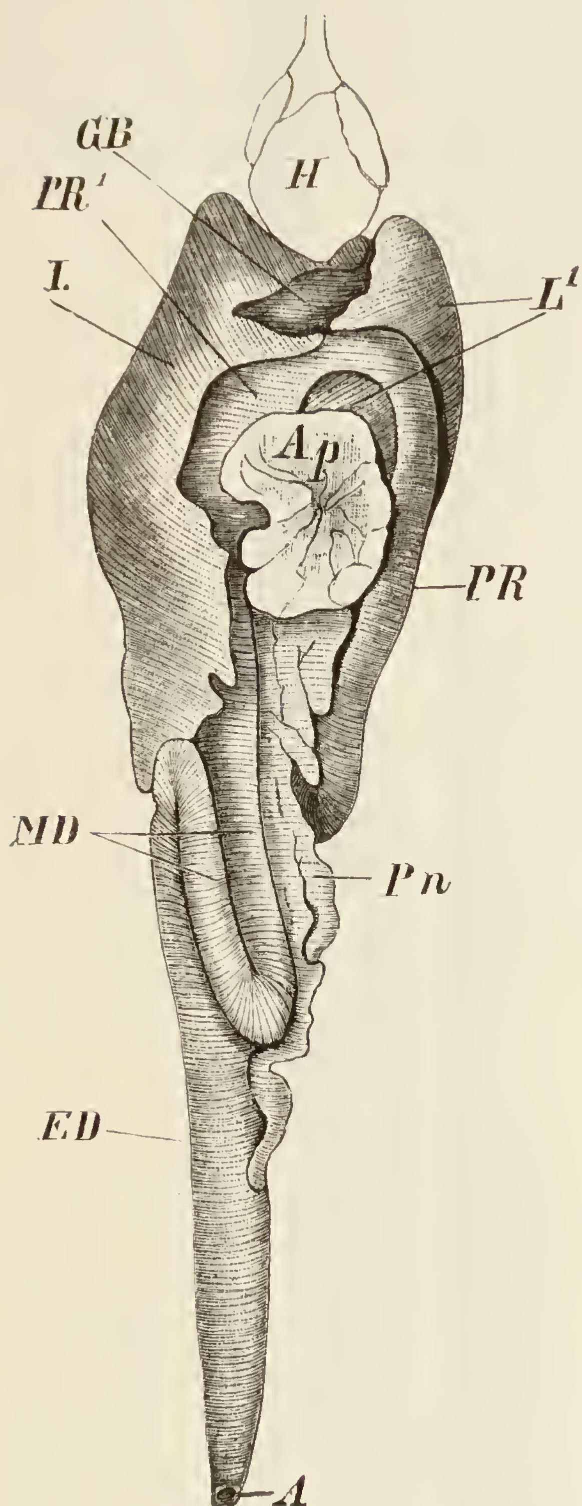


Fig. 395.

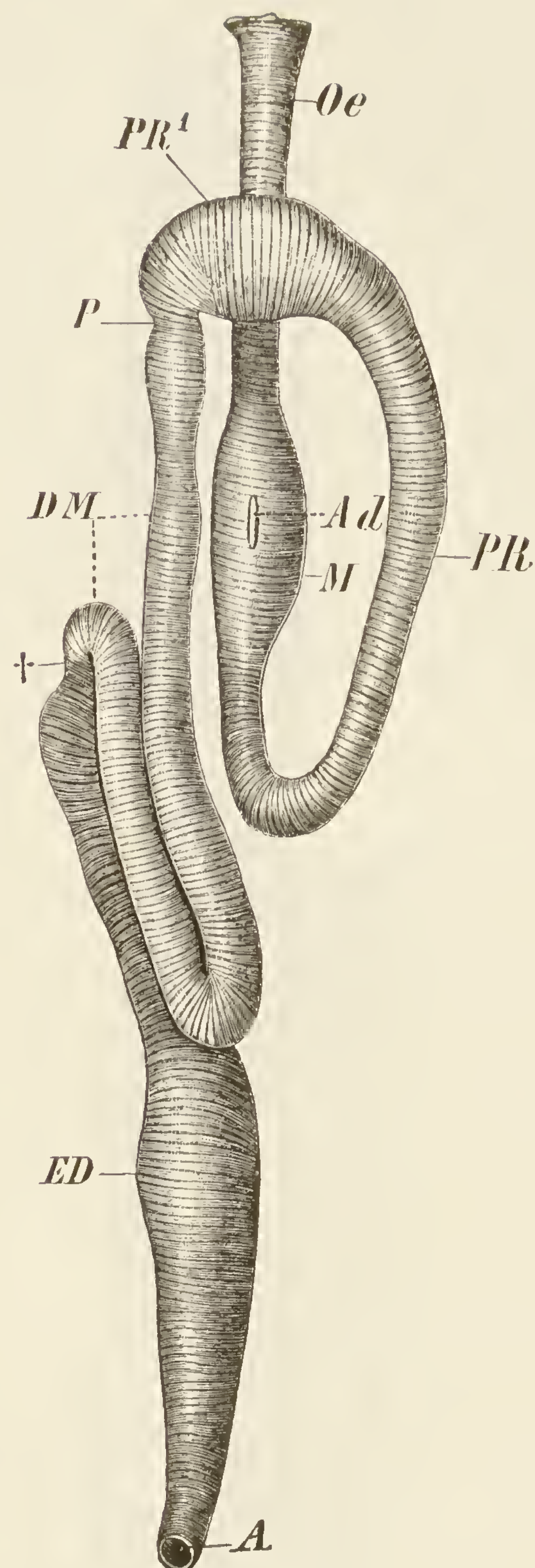


Fig. 396.

Fig. 395 und 396. Gesammter Situs (Fig. 395) und Tractus intestinalis (Fig. 396) vom Stör.

H Herz, *LL*¹ Leber, *GB* Gallenblase, *Oe* Oesophagus, *M* Magen mit dem Aditus ad ductum pneumaticum *Ad*, *PR*, *PR*¹ Pylorusrohr, *Ap* Appendices pyloricae, *Pn* Pankreas, *MD*, *DM* Mitteldarm, *ED* Enddarm, *A* Anus.

Dieser erste Magenabschnitt, der dicht unter der Wirbelsäule eine ziemliche Strecke nach rückwärts läuft, biegt schliesslich nach der linken Seite in ein sehr enges Pylorusrohr (*PR*) um, das in sanftem Bogen nach vorne steigt, den Anfangstheil des Magens weit vorne ventralwärts kreuzt und so auf die rechte Seite zu liegen kommt. Hier (*PR*¹) zeigt es eine starke retortenartige Auftreibung, welche ausserordentlich dicke, muskulöse Wände besitzt und durch eine ringförmige Pylorusklappe (*P*) vom Mitteldarm (*MD*, *MD*) abgegrenzt ist. Letzterer geht unter scharfer Abbiegung wieder nach hinten.

Zwischen den Anfangstheil des Magens und das sogenannte Pylorusrohr ist die kuchenartige Masse der Appendices pyloricae (*Ap*) eingeschoben, auf die ich beim Mitteldarm wieder zurückkomme. Der ganze Darmcanal von Acipenser ist tiefbraun pigmentirt.

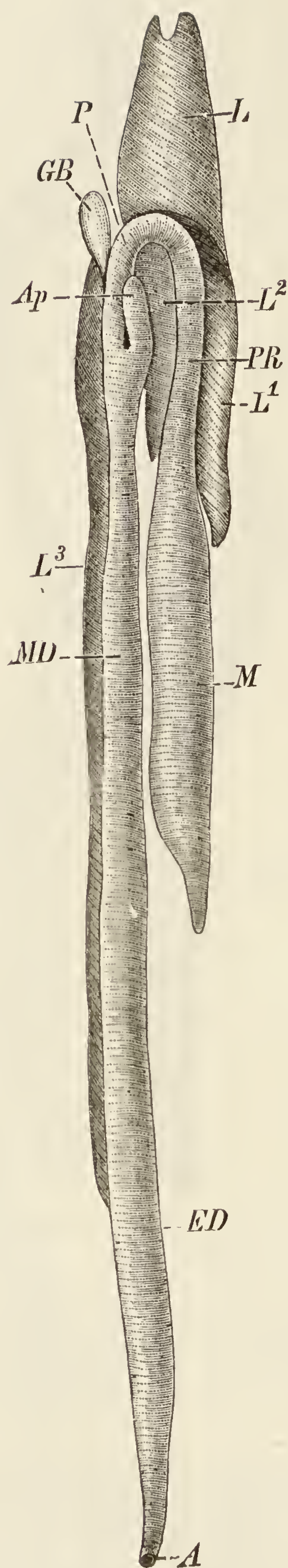


Fig. 397.

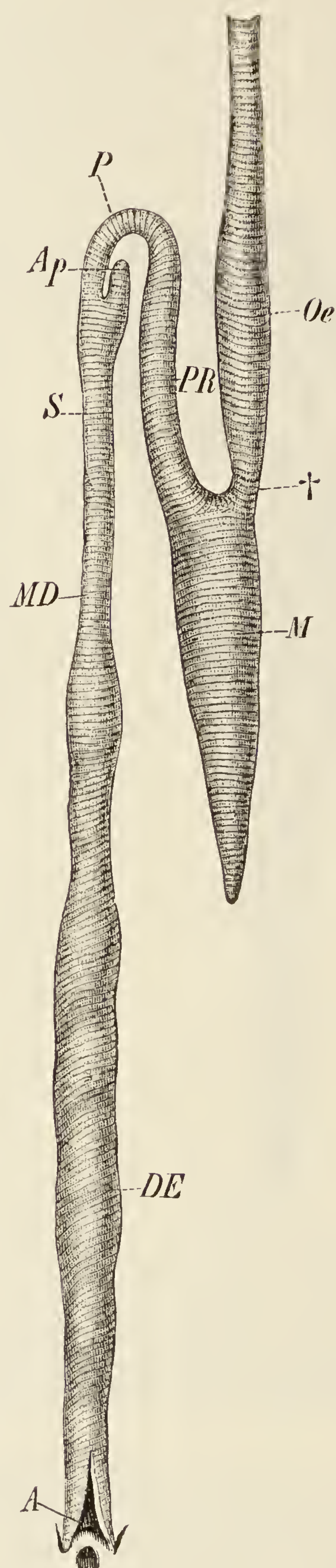
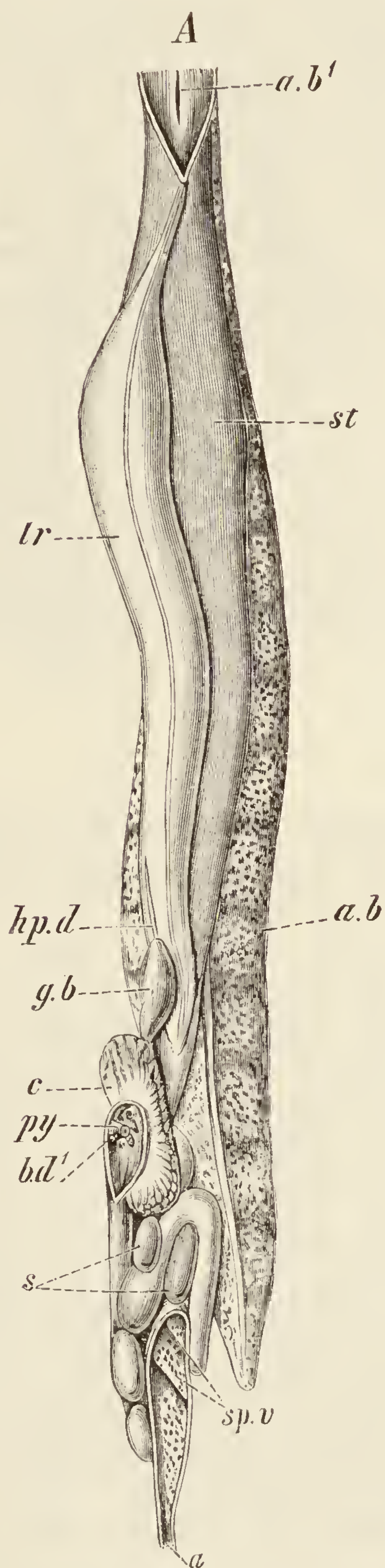


Fig. 398.

Fig. 397. Leber und Darmcanal von Polypterus (Erwachsenes Exemplar). Fig. 398. Tractus intestinalis von Polypterus isolirt (Jüngeres Exemplar). *Oe* Oesophagus, welcher bei † durch eine Einschnürung vom Magen *M* abgesetzt ist, *PR* Pylorusrohr, *P* Gegend des Pylorus, *Ap* Einzige Appendix pylorica, *MD* Mitteldarm, in welchem bei *S* die Spiralklappe (auf Fig. 398 durchschimmernd) beginnt, *ED* Enddarm, *A* Anus, in dessen Nähe die Pori abdominales und die Urogenitalorgane münden. L—L^3 Die verschiedenen Leberlappen, *GB* Gallenblase.

Im Gegensatz zu dem schlanken Magen von Acipenser ist derjenige von Spatularia vom Abgang des Ductus pneumaticus an ein

voluminöser, dicker Sack, der mit seinem kurzen starken Pylorusrohr ganz wie bei Selachiern dicht an der rechten Seite der Pars descendens des Magens nach vorne umbiegt, ohne an seinem Ende jene muskulöse Auftreibung zu erfahren. Bei Polypterus (Fig. 397 und 398) ist der lange, schwach spindelartig aufgetriebene, dünnwandige Oesophagus (*Oe*) durch eine Einschnürung (†) scharf vom Magen (*M*) abgegrenzt, ohne dass jedoch im Innern eine Klappe vorhanden wäre. Der Magen erzeugt nach hinten zu einen zipfelmützen- oder dütenartigen Blindsack, aus dem sich gerade gegenüber der Einmündungsstelle des Oesophagus das Pylorusrohr (*PR*) nach vorne entwickelt. Letzteres besitzt im Gegensatz zu dem dünnwandigen Blindsack ausserordentlich starke, gegen den Pylorus zu



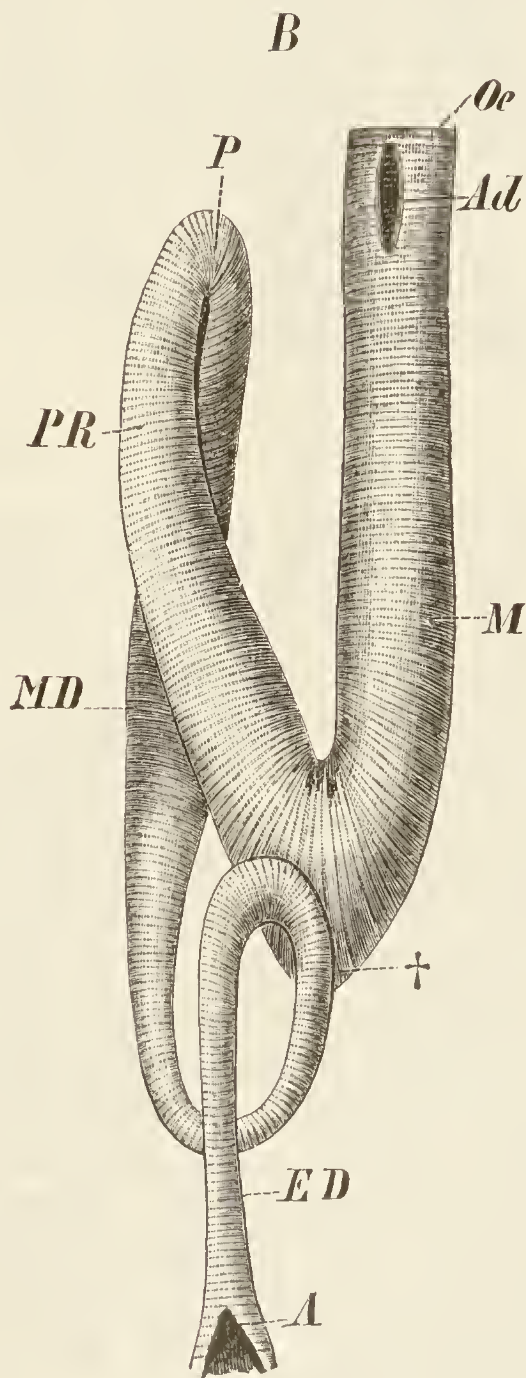


Fig. 399. **A** Eingeweidesystem von Lepidosteus. Nach W. N. Parker und Balfour.

a Anus, *ab* Schwimmblase, *a.b*[1] Einmündung der letzteren in den Vorderdarm, *b.d*[1] Einmündung des Gallenganges in den Beginn des Mitteldarmes, *c* Appendices pyloricae, mit mehreren Oeffnungen in den Mitteldarm einmündend, *g.b* Gallenblase, *hp.d* Ductus hepaticus, *lr* Leber, *py* Pylorus, *st* Magen, *S* Milz, *sp.v* Spiralklappe im Enddarm.

Fig 418. **B** Tractus intestinalis von Amia.

Oe Oesophagus, *Ad* Zugang zum Ductus pneumaticus, *M* Magen, † Blindsack desselben, *PR* Pylorusrohr, *P* Gegend des Pylorus, *MD* Mitteldarm, *ED* Enddarm, *A* Anus.

immer dicker werdende muskulöse Wände und biegt am hinteren Rand des vordersten Leberlappens nach hinten um. Jenseits dieser Umbiegungsstelle (*P*) mündet der Gallengang. Die Dicke der Wandung bleibt am Mitteldarm bis zum Beginn der Spiralklappe herab ganz gleich.

Der Eingang zur Schwimmblase liegt, wie schon Joh. Müller ganz richtig angiebt, bei Polypterus genau ventral, also ganz wie der Lungeneingang bei höheren Vertebraten. Er findet sich weit vorne im Oesophagus, zwischen den dortigen Längsfalten der Mucosa. Ueber das Nähere vergl. das Capitel über die Respirationsorgane.

Der Magen des Lepidosteus (Fig. 399, **A**, *st*), in den der kurze Oesophagus ohne deutliche äusserliche Grenze übergeht, stellt einen langen, ganz gerade verlaufenden Schlauch dar, der gleich hinter dem Kiemenraum beginnt, in der Mitte sich etwas aufbläht und bis zum Beginn des hinteren Drittels der Leibeshöhle reicht. Seine Muskulatur ist gut entwickelt, doch hält sie keinen Vergleich aus mit derjenigen der Pylorusschlinge, sowie des ganzen übrigen Darmes, welcher eine ausserordentlich derbe und dicke Wandung besitzt. Der Eingang in die Schwimmblase ($a. b^1$) liegt hier dorsal und dies gilt auch für Amia (Fig. 399, **B**), deren Magen (*M*) an seinem Uebergangstheil zur Pylorusschlinge einen kurzen, spitzen Blindsack erzeugt, der eine schwache Repetition desjenigen von Polypterus darstellt. Die Pylorusschlinge besitzt, wie überall, eine starke, muskulöse Wandung und dies gilt auch für den ganzen übrigen Darm, der durch eine ringförmige Pylorusklappe vom Magen abgesetzt ist.

f) TELEOSTIER.

Wie der Darm im Allgemeinen, so unterliegt hier auch der Vorderdarm den allergrössten Verschiedenheiten, die sich namentlich auf die Form und Grösse des, uns schon von Polypterus und Amia her bekannten Magenblindsackes, sowie überhaupt auf die mehr oder weniger deutliche Differenzirung eines eigentlichen Magens beziehen.

So fehlt z. B. den Scomber-Esoces, den Labroidei, den Cyprinoiden u. a. eine äusserlich erkennbare Verschiedenheit der einzelnen Abschnitte des Tractus intestinalis vollständig und hier ist dann oft wieder die Einmündungsstelle des Gallenganges das einzige Erkennungszeichen für die Abgrenzung des Vorder- und Mitteldarmes. Der Oesophagus und Magen stellen hier einen nur kurzen, von Kreismuskeln umstrickten, trichterförmigen Darmabschnitt dar. So stehen also viele Teleostier bezüglich der gröberen, morphologischen Verhältnisse ihres Darmes auf einer nicht viel höheren Stufe, als die Cyclostomen, Dipnoër und Chimären. Daneben kommt noch, wie z. B. bei Belone u. a., dieselbe einfache, durch ein vom Kopf bis zum After ganz gerade verlaufendes Rohr repräsentirte Darmanlage vor. Eine Pylorusklappe ist in der Regel entwickelt und dicht hinter ihr mündet der Gallengang.

Bei andern Fischen, wie z. B. bei Gobius ophiocephalus und batrachocephalus, Blennius lepidus, Lepadogaster biciliatus, Gadus jubatus u. a. ist schon ein Magen, wenn auch noch von sehr einfacher, rundlicher oder ovaler (Fig. 400), in der Längsrichtung geradachsiger Form vom Pharynx abgesetzt. Wieder bei andern, und zwar gehört hierher die grössere Zahl der Teleostier, schiebt sich zwischen Pharynx und Magen noch eine verjüngte Partie

von längerer oder kürzerer Ausdehnung ein, so dass man hier auch von einem wohl differenzirten Oesophagus [1]) reden kann.

Dabei ist dann der dickwandige Magen winklig zusammengebogen und lässt eine Cardia- und rechtsseitige Pylorus-Abtheilung (Pylorusrohr), sowie einen Blindsack unterscheiden.

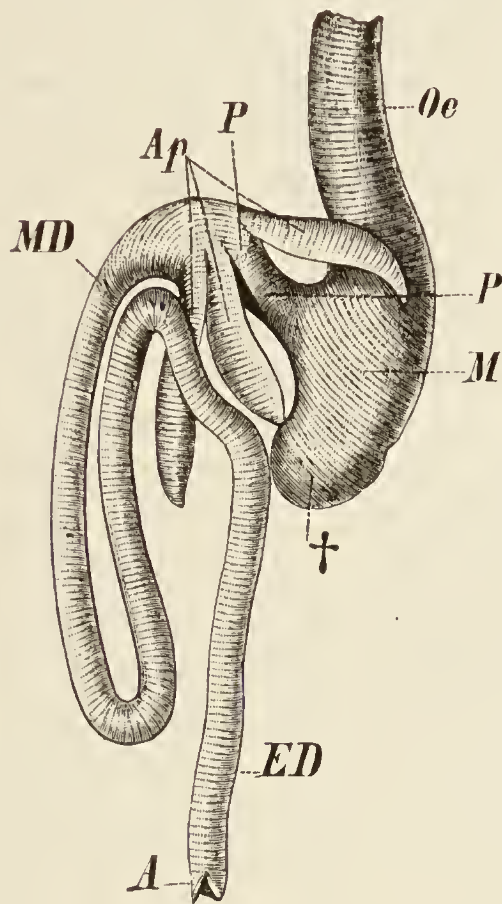


Fig. 400.

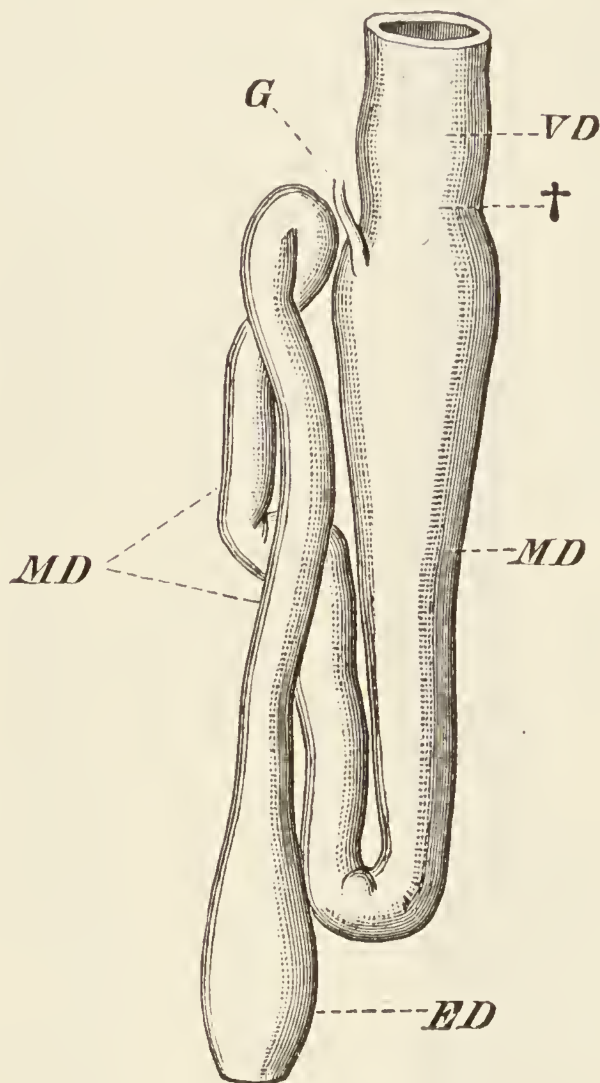


Fig. 401.

Fig. 400. Tractus intestinalis des Flussbarsches.
Oe Oesophagus, *M* Magen, † Blindsack desselben, *PP* Kurzes Pylorusrohr resp. Pylorusgegend, *Ap* Appendices pyloricae, *MD* Mitteldarm, *ED* Enddarm, *A* Anus.

Fig. 401. Tractus intestinalis von Gobius ophiocephalus, nach Rathke.
VD Vorderdarm, † Ringfurche zwischen letzterem und dem Mitteldarm *Md*, *G* Einmündender Gallengang, *ED* Enddarm.

Bei manchen Pleuronectiden fehlt letzterer vollständig.

Eine Verbindung mit der Schwimmblase mittelst eines offenen Ductus pneumaticus (Physostomi) kann vom Anfang oder vom mittleren Theil des Schlundes oder endlich, wie bei den Clupeiden, vom Ende des Magenblindsackes ausgehen. Nicht immer jedoch bleibt das Lumen des Verbindungscanales erhalten, sondern es kann obliteriren, in welchem Falle dann Darm und Schwimmblase nur mittelst eines soliden, fibrösen Stranges zusammenhängen. Wieder in anderen Fällen fehlt auch dieser Strang vollständig und die Schwimmblase ist ganz abgeschnürt [2]).

---

1) Die Speiseröhre kann auch sehr lang und selbst gewunden sein, wie z. B. bei Lutodeira (Stannius).

2) Bei einigen Plectognathi (z. B. Diodon, Tetrodon) geht von der ventralen Schlundwand ein eigenthümlicher Luftsack ab, der nach vorne bis an die Grenze des Unterkiefers, nach hinten bis zum Anfang der Schwanzgegend reicht. Mittelst desselben vermögen sich die Thiere aufzublasen (Stannius).

Amphibien.

a) URODELEN.

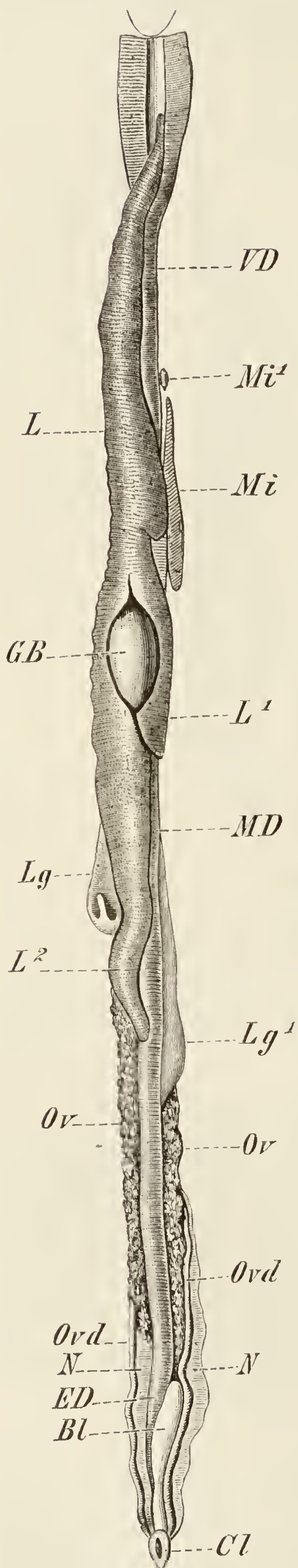


Fig. 402.

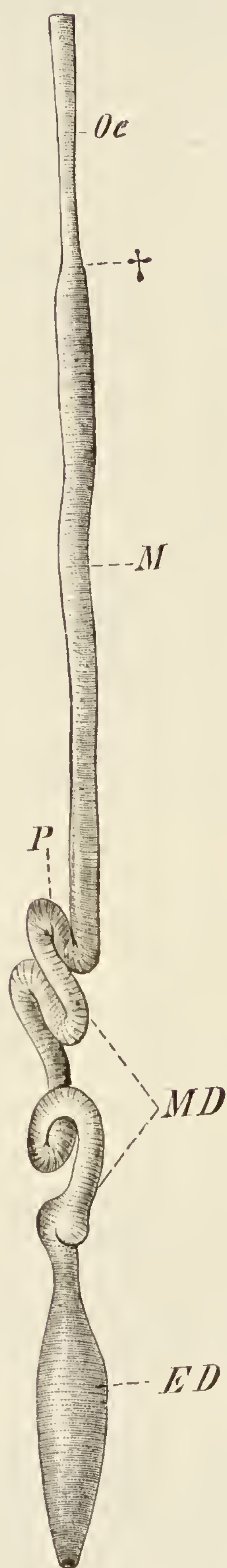


Fig. 403.

Der Vorderdarm bildet hier im Allgemeinen ein in der Längsachse des Körpers verlaufendes, mehr oder weniger aufgetriebenes Rohr, das sich bei den Perennibranchiaten vom Oesophagus äusserlich nur undeutlich oder gar nicht abgrenzen lässt. Letzteres gilt z. B. für Proteus (Fig. 402), wo der ganze Tractus, wie bei gewissen Fischen, vollkommen gerade durch die ganze Leibeshöhle verläuft. Er wird dabei zum grössten Theil ventralwärts von der langen Leber (L, L^1, L^2) bedeckt. Die Magengegend ist durch eine schwache, spindelförmige Auftreibung kaum angedeutet.

So nahe auch Proteus und Menobranchus bezüglich ihrer Skeletverhältnisse mit einander verwandt sind, so stark sind die Abweichungen der Eingeweide. Es handelt sich nämlich bei Menobranchus nicht mehr um einen geraden Lauf des Darmes, sondern der ziemlich stark aufgetriebene, schwach geschlängelte Magen erzeugt ein deutliches, nach links, gegen die Dorsalfläche der Leber quer herüberlaufen-

Fig. 402. Situs Viscerum von Proteus anguineus.
VD Vorderdarm, *MD* Mitteldarm, *ED* Enddarm, *L* vorderer-, L^1 linker-, L^2 hinterer Leberlappen. In einem Ausschnitt von *L* und L^1 liegt die grosse Gallenblase *GB*, *Mi* Mi^1 Milz, *Bl* Harnblase, *Cl* Cloake, *Ov Ov* Ovarien, *Ovd Ovd* Oviducte, *NN* Nieren, *Lg* Rechte-, Lg^1 Linke Lunge.

Fig. 403. Tractus intestinalis von Siren lacertina.
Oe Oesophagus, der sich durch eine Furche † vom Magen *M* absetzt, *P* Gegend des Pylorus, *MD* Mitteldarm, *ED* Enddarm.

des, dickwandiges Pylorusrohr, von dem der Mitteldarm scharf nach hinten abbiegt und mit welchem ein grosser Theil des abenteuerlich gelappten Pankreas enge verwachsen ist.

Eine viel nähere Verwandtschaft bezüglich des Situs viscerum und der Gestaltung der Eingeweide existirt zwischen Proteus und Siren lacertina.

Hier (Fig. 403) läuft nämlich der ausserordentlich lange, gleichmässig cylindrische Magen (*M*) vollkommen gerade bis in das hintere Drittel der Körperlänge und erzeugt erst, am hinteren Leberende angelangt, eine kurze Pylorusschlinge (*P*), an die sich dann die Windungen des Mitteldarmes gleich anschliessen (*MD*).

Von dem langen und engen Oesophagus, der eine starke muskulöse Wandung besitzt (*Oe*), ist der Magen deutlich abgesetzt.

Amphiuma zeigt hinsichtlich der äusseren Formverhältnisse des Darmrohres keine wesentlichen Abweichungen von Siren, nur ist dasselbe in allen seinen Theilen, namentlich im Magen, weiter und zugleich viel dünnwandiger.

Letzterer Umstand muss befremden, wenn man erwägt, dass die Hauptnahrung des Thieres, wenn ich nach drei, von mir darauf untersuchten Exemplaren schliessen darf, aus Flusskrebsen besteht; der ganze Magen war von den harten Chitinpanzern sehr grosser Astaci voll gepfropft. Die Gallenblase liegt wie bei Siren am hinteren Leberende, allein der Ductus choledochus geht, da der Fundus der Blase nach hinten schaut, schräg nach aufwärts und links gegen das Pankreas hin.

Bei Menopoma (Fig. 404) hat der Darmcanal bereits den eigentlichen Salamandrinencharakter erreicht. Entsprechend dem kürzeren und plumperen Rumpf erreicht die Leber sowohl wie der Magen (*M*) eine grössere Breitenausdehnung und die reichlicheren Darmschlingen schieben sich, um in der Körperhöhle Platz zu finden, enger in einander (*MD*).

Der monströse Magen, welcher einen weiten Sack repräsentirt, verläuft ganz gestreckt und nach hinten immer mehr an Volum gewinnend, bis zum dickwandigen Pylorus (*P*), der stark eingeschnürt ist und innen eine Ringklappe besitzt. Letztere liegt an der Grenze zwischen dem mittleren und hinteren Körperdrittel und der abgehende Mitteldarm wendet sich mit steiler Schlinge direkt nach vorne (*MD*¹).

Auch im Magen von Menopoma fand ich Reste von Flusskrebsen, vermischt mit Steinen und den Ueberbleibseln eines riesigen Scolopenders.

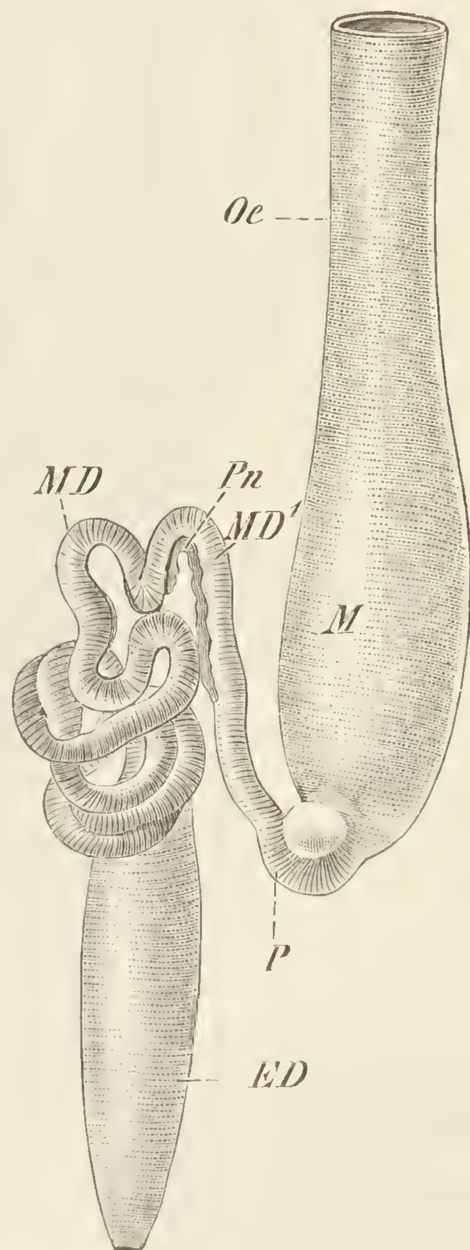


Fig. 404. Tractus intestinalis von Menopoma.
Oe Oesophagus, *M* Magen, *P* Gegend des Pylorus, *MD*¹ kopfwärts gerichtete Schlinge des Mitteldarms, *MD* der übrige Mitteldarm, *ED* Enddarm, *Pn* Pankreas.

Der Oesophagus (*Oe*) ist sehr weit und innen durch eine hohe, weit in das Lumen einspringende Ringfalte deutlich vom Magen abgesetzt.

Reducirt man den Magen von Menopoma auf ein geringeres Volum und denkt man sich ihn zu einer schlanken, genau in der Längsachse des Körpers liegenden Spindel ausgezogen, so bekommt man jene Magenform, wie sie sämmtliche Salamandrinen charakterisirt. Die stets gut entwickelte Pylorusschlinge läuft mehr oder weniger weit nach vorne und ist an die Leber angeheftet. Die Leber überlagert ventralwärts den ganzen Magen sowie einen grossen Theil des Mitteldarmes.

b) GYMNOPHIONEN.

Ihr Vorderdarm stimmt, wenn man absieht von der viel bedeutenderen Länge[1]), im Wesentlichen mit demjenigen der Urodelen über-

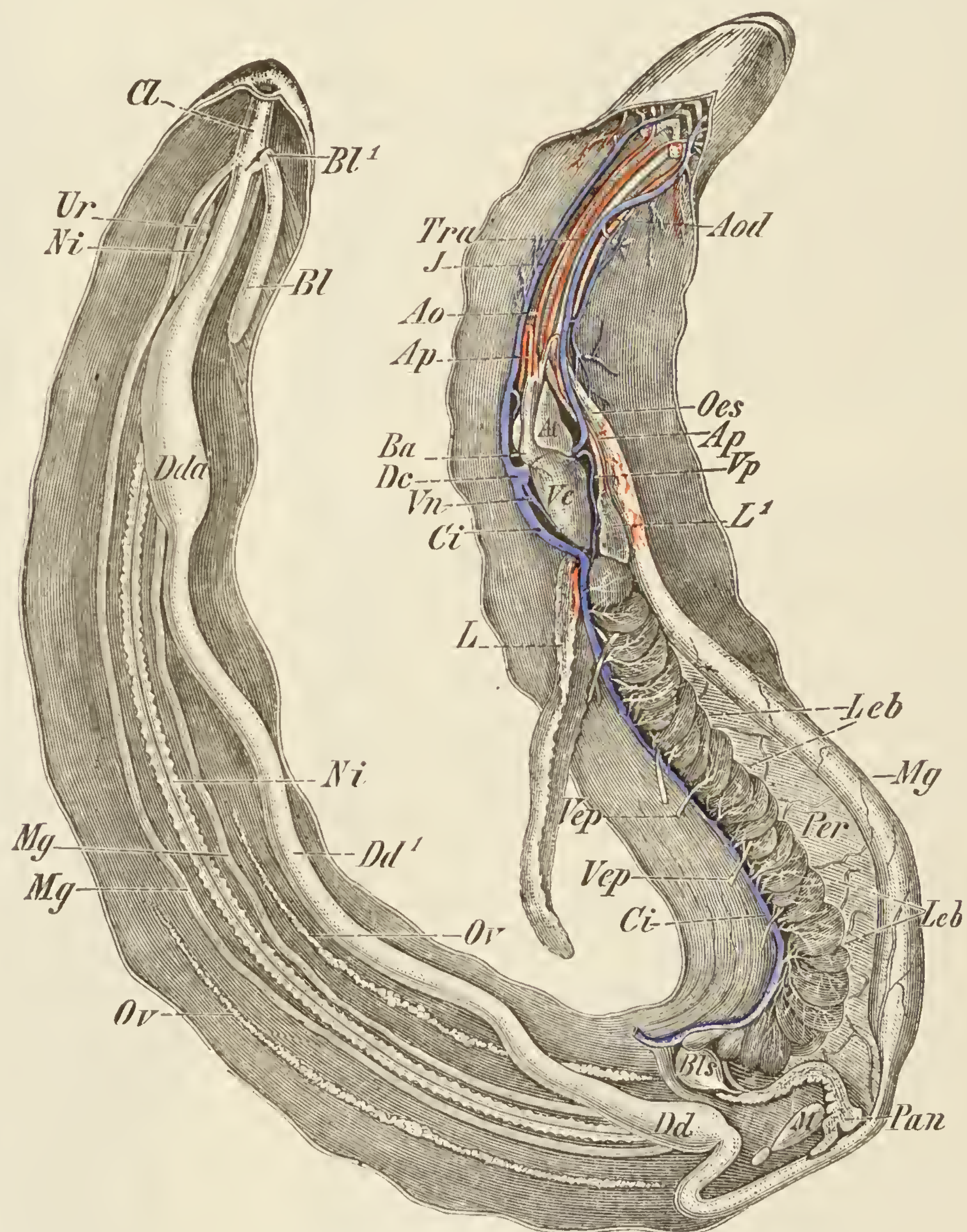


Fig. 405. Der gesammte Situs viscerum von Siphonops annulatus (♀). Die Körperdecken sind in der ventralen Mittellinie geschlitzt und nach beiden Seiten auseinandergelegt.

Tractus intestinalis: *Oes* Oesophagus, *Mg* Magen, *Dd Dd*1 Mitteldarm, *Dda* Enddarm, *Cl* Cloake, *Bl Bl*1 der vordere grössere und der hintere kleinere Zipfel der

1) Dieselbe variirt übrigens bei verschiedenen Arten ausserordentlich; während nämlich Epicrium, Siphonops annulatus und Coecilia lumbricoides einen sehr langen Vorderdarm besitzen, der bis zum Hinterende der Leber reicht, ist er bei Siphonops indistinctus viel kürzer und endigt schon vor der Mitte der Leber.

Harnblase, *Leb* Leber, *Bls* Gallenblase, *Pan* Pankreas, *M* Milz, *Per* Peritoneum (Ligamentum gastro-hepaticum).

Urogenitalorgane: *Ov Ov* Ovarien, *Mg Mg* Müller'sche Gänge = Oviducte, *Ni Ni* Niere, *Ur* Ureter.

Respirationssystem: *L* Rechte, wohl ausgebildete, L^1 linke rudimentäre Lunge, *Tra* Trachea.

Circulationssystem: *Ve* und *At* Ventrikel und Atrium des Herzens, *B* Conus arteriosus, *Ao* Aorta ascendens der rechten Seite; die der linken Seite ist nicht besonders bezeichnet, *Aod* Aorta descendens der linken Seite, *Ap Ap* Arteria pulmonalis, *Vp* Vena pulmonalis, *Vn* Vene, welche das Blut aus dem Urogenitalsystem, aus der Muskulatur des Rückens und aus dem Wirbelcanal zum Herzen führt, *J* Vena jugularis, *Ci* Vena cava inferior, *Dc* Ductus Cuvieri, *Vep Vep* Vena portarum.

ein. Vom Oesophagus nicht deutlich abgegrenzt, läuft er gerade oder doch nur leicht wellig gebogen nach hinten und zeigt dabei entweder eine spindelförmige, oder eine gegen den Pylorus zu immer mehr zunehmende sackartige Erweiterung, die sich von dem stark eingeschnürten, mit einer Ringklappe versehenen Pylorus scharf absetzt.

c) ANUREN.

Characteristisch für die Anuren (Fig. 406) ist die nach links gerichtete, vom dickwandigen Oesophagus (*Oe*) scharf abgehobene Krümmung des Magens (*M*), der zugleich eine grössere Weite gewinnt als bei den meisten Urodelen. Stets ist er vom Mitteldarm (*D*), dessen Anfangsschlinge an das Pankreas und die ventrale Fläche der Leber geheftet ist, durch eine Einschnürung abgesetzt und besitzt eine starke Muskulatur.

Die Magenkrümmung kann, wie dies z. B. bei Bufonen der Fall ist, so stark werden, dass daraus fast eine Querstellung des Organs resultirt. Dies gilt vor Allem für die hintere Magenhälfte, die auch bei der Gattung Rana, je nach der geringeren oder stärkeren Füllung des Magens, schon ganz quer gerichtet sein kann.

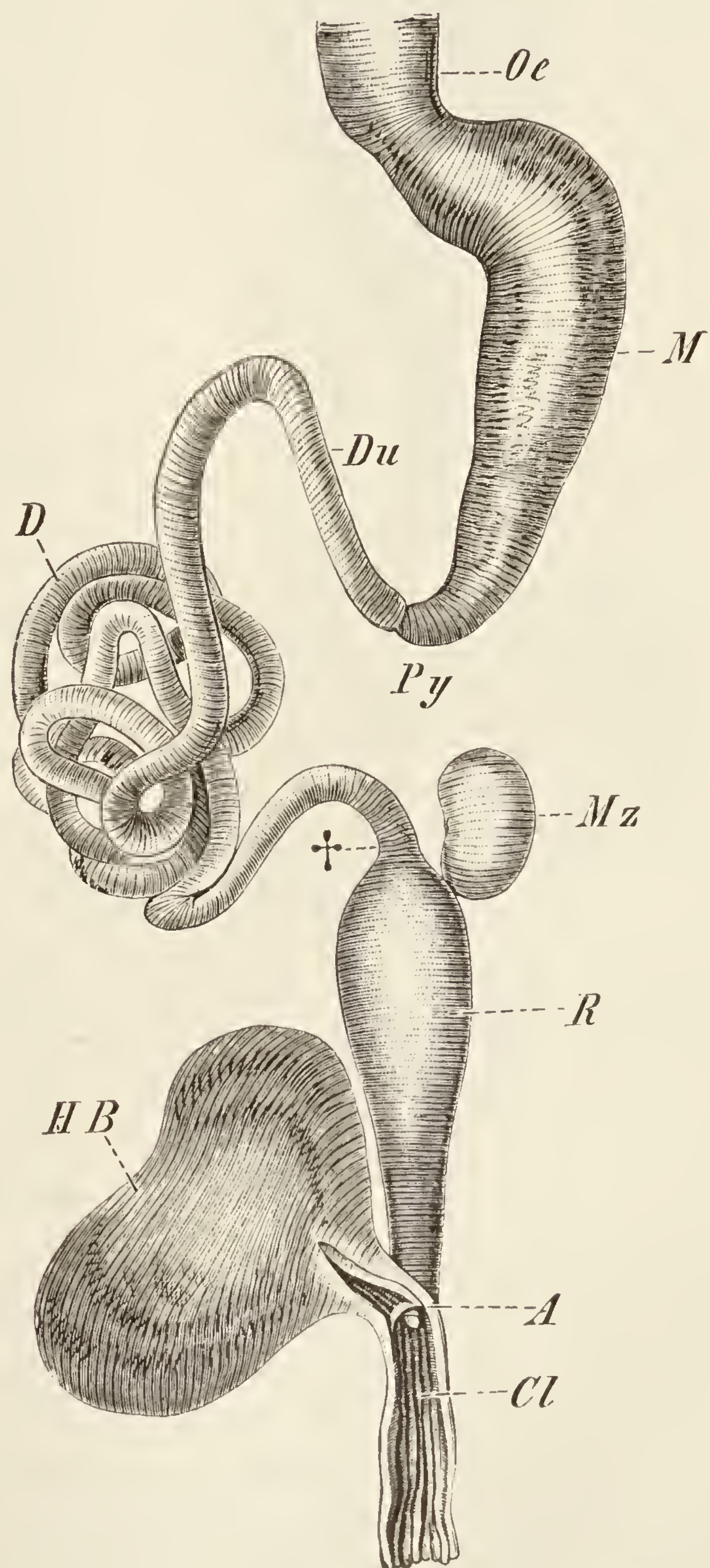


Fig. 406. Tractus intestinalis von Rana esculenta.

Oe Oesophagus, *M* Magen, *Py* Pylorusgegend, *Du* Anfang des Mitteldarmes (Duodenum), *D* Mitteldarm, † Grenze desselben (Klappe) gegen den Enddarm (*R*), *A* Mündung des letzteren in die Cloake *Cl*, *HB* Harnblase, *Mz* Milz.

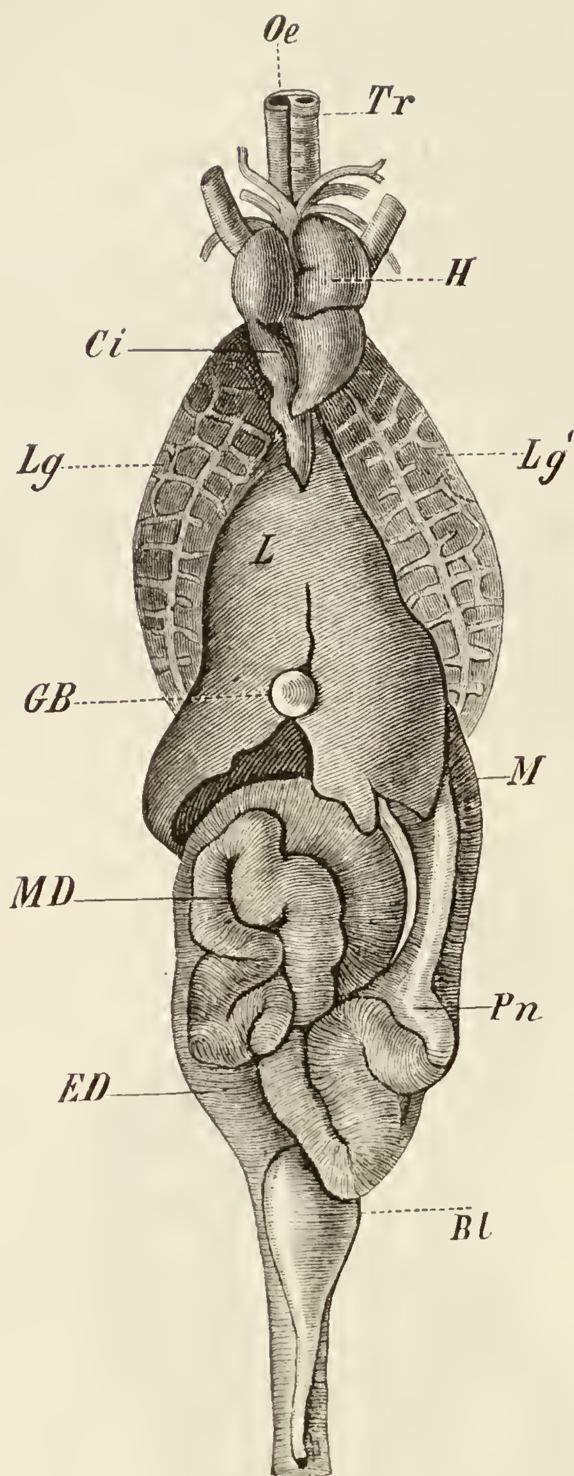


Fig. 407.

Reptilien.

a) LACERTILIER.

Der weite Munddarm führt bei Lacerta (Fig. 407, 408) in einen langen, dünnen, aber sehr ausdehnungsfähigen Schlund *(Oe)*, der in den mit birnförmiger Erweiterung beginnenden Magen *(M)* hineinführt. Letzterer ist wie bei Anuren, wenn auch lange nicht so stark, nach links gebogen und besitzt an seinem rechten Rand einige Querfalten. Seine Ringmuskulatur ist weit stärker als sein Längsmuskel-Stratum; stark entwickelt ist die Pylorusklappe.

Ganz dasselbe gilt auch für die Ascalaboten und die Brevilinguia, so z. B. für Gongylus und Seps. Anguis fragilis sowie die Amphisbaenen besitzen einen schlangenähnlichen, langen Oesophagus und einen genau in der Körperlängsachse liegenden langgestreckten spindelförmigen Magen mit stark entwickelter, papillenartig einspringender Pylorusklappe.

Chamaeleonten und Agamen kommt ein sehr weites Darmrohr zu und bei den letzteren ist der Magen, ähnlich wie bei Kröten, ausserordentlich geräumig und überhaupt sehr voluminös.

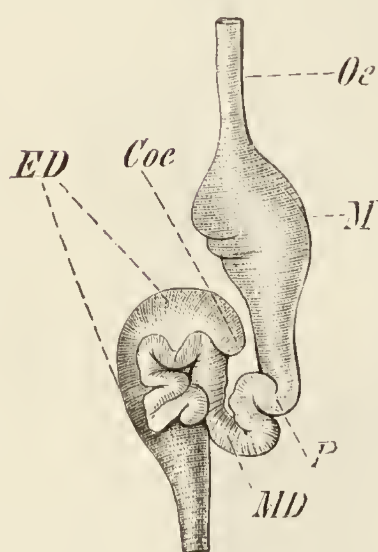


Fig. 408.

Fig. 407. Situs viscerum von Lacerta agilis. Fig. 408. Isolirter Tractus intestinalis eines kleineren Exemplars von Lacerta agilis.
Oe Oesophagus, *M* Magen, *P* Pylorusgegend, *MD* Mitteldarm, *ED* Enddarm mit Andeutung eines Coecum bei *Coe*, *L* Leber, *GB* Gallenblase, *Pn* Pankreas, *Bl* Harnblase, *Lg* *Lg*[1] die beiden Lungen mit ihrem Gefässnetz, *H* Herz, *Ci* Vena cava inferior, *Tr* Trachea.

b) OPHIDIER.

Der sehr lange, einer extremen Erweiterung fähige Oesophagus ist deutlich von dem ebenfalls sehr langen, weiten Magen abgesetzt und dieser wiederum wird vom Mitteldarm, in den er mit oder ohne eine

Krümmung übergeht, durch eine kreisrunde, eine durchbohrte Scheibe darstellende Pylorusklappe geschieden. Der Magen ist sehr einfach gestaltet und liegt genau in der Längsachse des Körpers.

c) CHELONIER.

Der Oesophagus besitzt stets eine ansehnliche Länge und ist mehr oder weniger deutlich vom Magen abgesetzt. In der Regel läuft er ganz gerade nach hinten, bei Sphargis coriacea jedoch erzeugt er eine lange Schlinge nach rückwärts und biegt dann wieder nach vorne um, um sich in den Magen einzusenken Bezüglich des histologischen Verhaltens seiner Schleimhaut zeigt er bei den verschiedenen Arten ein sehr verschiedenes Verhalten, worauf ich später zurückkommen werde. Für jetzt sei nur erwähnt, dass die Speiseröhre der Seeschildkröten (Chelonia, Sphargis) gänzlich von geschichtetem Pflasterepithel ausgekleidet ist und mehr oder weniger lange Hornpapillen besitzt, die mit ihren Spitzen gegen den Magen schauen und sich auch noch in diesen eine Strecke weit fortsetzen können. Aehnliches ist durch P. Pavesi bei Vögeln (Diomedea exulans) bekannt geworden, und dass auch bei Fischen derartige Bildungen vorkommen, soll später gezeigt werden.

Der Magen (Fig. 409) macht in der Regel eine stark gekrümmte Excursion nach links, so dass z. B. bei den Emydeen die Cardia etwa unter einem rechten Winkel gegen die Axe des Oesophagus abgebogen ist und die hintere Magenhälfte vollkommen quer erscheint.

Daraus folgt, dass man am Magen der Schildkröten ähnlich wie bei anuren Batrachiern eine grosse und kleine Curvatur unterscheiden kann (*Cma, Cmi*).

Eine Pylorusklappe kann, je nach verschiedenen Arten, vorhanden sein oder fehlen.

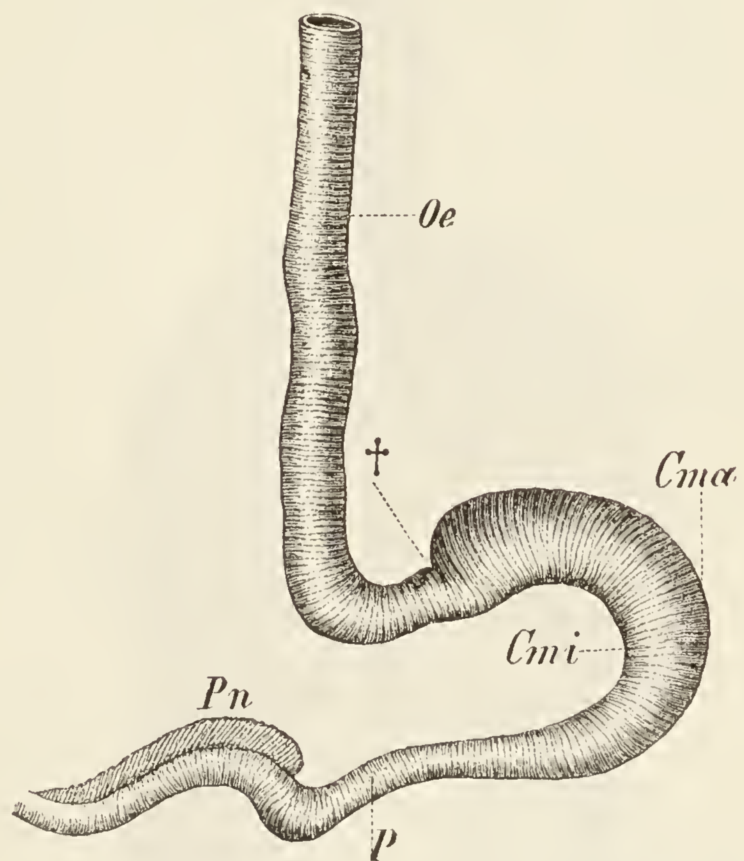


Fig. 409. Vorderdarm der Emydeen. *Oe* Oesophagus, bei † scharf vom Magen abgesetzt. An letzterem kann man eine Curvatura major und minor (*Cma*, *Cmi*) unterscheiden, *P* Pylorusgegend, *Pn* Pankreas.

d) CROCODILIER.

Der weite Oesophagus (Fig. 410, 411, *Oe*) besitzt stets eine ansehnliche Länge und zeigt beim Eintritt in die Brusthöhle eine mehr oder weniger starke Einschnürung. Seine Einsenkungsstelle in den dickwandigen Magen *(M)* ist der Austrittsstelle des Mitteldarmes stets genähert, so dass also der Magen einen nach hinten gerichteten rundlichen (Crocodilus) oder unregelmässig ovalen (Alligator) Sack repräsentirt, der in dorso-ventraler Richtung leicht abgeplattet ist und

nach links eine sehr starke Ausbuchtung erfährt. Nach hinten zu zeigt er sich beim Alligator etwas zugespitzt.

Auf seiner ventralen und dorsalen Fläche liegt eine aponeurotische Scheibe *(SP)*, von welcher die Muskelfasern ausstrahlen, ein Verhalten, das an den Vogelmagen erinnert. Eine weitere Aehnlichkeit mit dem Vogelmagen liegt in der Anwesenheit einer kleinen, rundlichen Tasche, die gegen den Pylorus zu liegt und, wie bei Sumpf- und Wasservögeln (Ciconia, Ardea) eine Art von Nebenmagen darstellt. Sie wird innerlich und äusserlich durch eine Ringfurche vom Hauptmagen

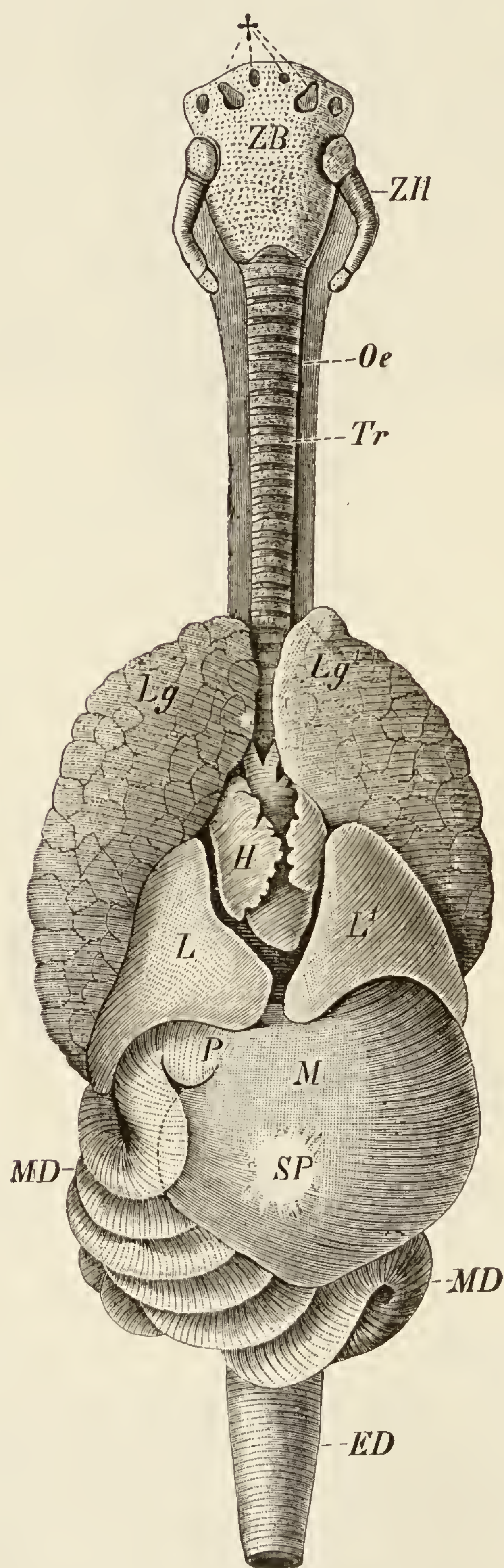


Fig. 410.

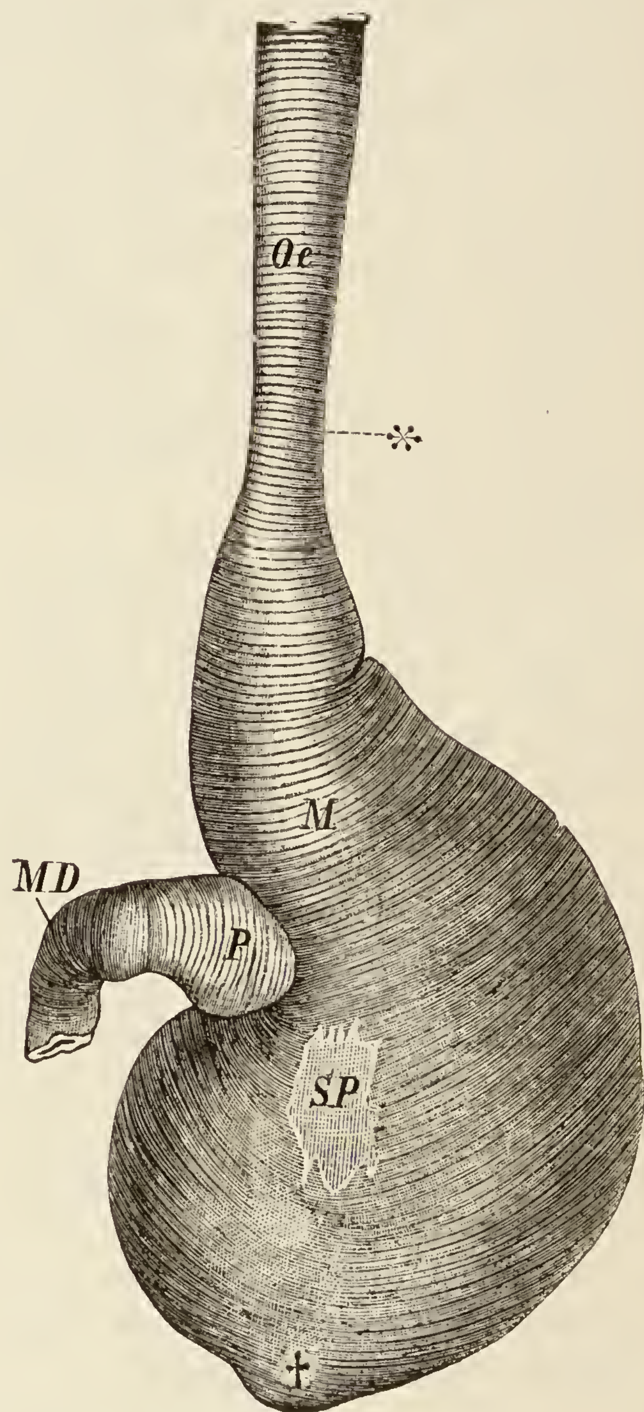


Fig. 411.

Fig. 410. Situs viscerum von Alligator. Fig. 411. Vorderdarm vom Alligator, isolirt.

Oe Oesophagus, *M* Magen, durch eine Einschnürung * vom Oesophagus abgesetzt; bei † ist der Magen etwas zugespitzt, *SP* Sehnenplatte desselben, *P* Pylorusgegend, *MD*, *MD* Mitteldarm, *ED* Enddarm, *L*, *L*1 Rechter und linker Leberlappen, welche dorsal vom Herz miteinander verbunden sind, *H* Herz (Auricula cordis), *Lg*, *Lg*1 Rechte und linke Lunge, mässig aufgeblasen, *Tr* Trachea, *ZB* Zungenbeinkörper bei † perforirt, *ZH* Zungenbeinhörner.

scharf abgesetzt und ist bei Crocodilus und Ramphostoma deutlicher ausgeprägt als bei Alligator. Die ringförmige Pylorusklappe ist überall gut entwickelt.

Vögel.

Hier (Fig. 412) zeigt der Vorderdarm eine viel höhere Differenzirung als bei Reptilien. Stets ist der Oesophagus, der im Gegensatz zu den übrigen Wirbelthieren eine äussere Ring- und eine innere Längsmuskelschicht besitzt, von bedeutender Länge und zeigt entweder in seinem ganzen Verlaufe eine gleichmässige Weite, oder, wie namentlich bei Fleisch- und Körnernfressern, eine Ausbuchtung, die man als **Kropf** (Jugluvies) bezeichnet *(Ig)*.

Der Kropf kann eine einfache, spindelförmige, innen plattwandige Auftreibung des Schlundes darstellen und der Drüsen vollständig entbehren; so z. B. bei vielen Enten, bei Casuarius, Halieus, Otis u. a. Diese niederste Form kann man als Haut- oder Schlundkropf bezeichnen (Gadow). Ihm gegenüber steht der wahre oder ächte Kropf, wie ihn die Rasores und Columbae besitzen. Bei letzteren erfährt derselbe seine höchste Entwicklung und zeichnet sich durch die Entwicklung eines milchigen Secretes aus, welches nach C. Hasse auf einen rapiden Zelltheilungsprocess im epithelialen Lager zurückzuführen ist. In gefülltem Zustande ist der Kropf sowohl nach vorne als nach hinten zu als rundliche Aussackung vom Schlund abgesetzt. Er liegt kurz vor dem Eintritt des Oesophagus in den Rumpf, entweder wie bei Rasores und Columbae auf der Furcula, oder wie bei Raubvögeln (weniger bei Papageien) in gefülltem Zustand nach rechts auf die dorsale Seite des Unterhalses gerückt (Gadow). Zwischen dem wahren und falschen Kropf existiren zahlreiche Uebergänge (Raubvögel, Papageien, viele körnerfressende Passerinen). Den reinen Insekten- und Fruchtfressern fehlt ein Kropf gänzlich.

Der falsche Kropf dient nur als Speisereservoir und zwar, wie die Fischfresser (manche Enten, Cormorane) beweisen, für plötzlich massenhaft aufgenommene Nahrung.

Der wahre Kropf dagegen ist von vorwiegend chemischer Bedeutung und dieser kommt ja auch vorzugsweise Vögeln zu, die, wie oben erwähnt, auf eine schwer verdauliche Körnernahrung angewiesen sind.

Bezüglich der Veränderung und des Verweilens der Nahrung im Kropfe verweise ich auf die ausführlichen Schriften von Tiedemann und Gmelin.

Der Magen zerfällt bei allen Vögeln in zwei mehr oder weniger scharf getrennte Abtheilungen, in den drüsenreichen, rein chemisch wirkenden Vor- oder Drüsenmagen (Proventriculus, Bulbus glandulosus, Infundibulum etc.) und in den

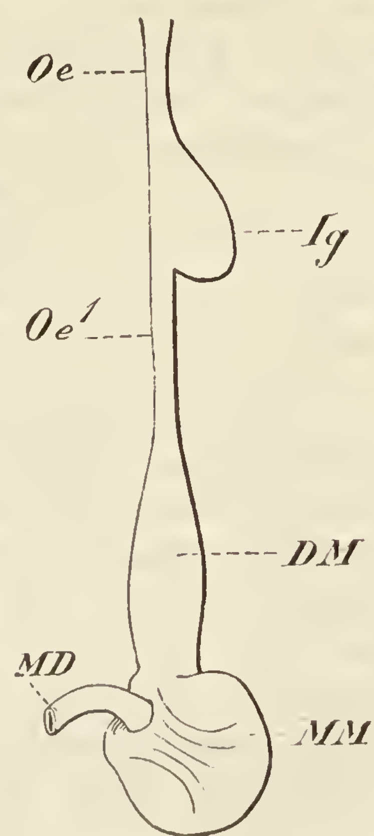


Fig. 412. Schematische Darstellung des Vorderdarmes eines Vogels. *Oe*, *Oe*[1] Oesophagus, *Ig* Jugluvies, *DM* Drüsenmagen, *MM* Muskelmagen, *MD* Mitteldarm.

meistens rein mechanisch[1]) wirkenden Muskelmagen (Ventriculus, Gésier etc.) (Fig. 413, *A*, *DM*, *MM*).

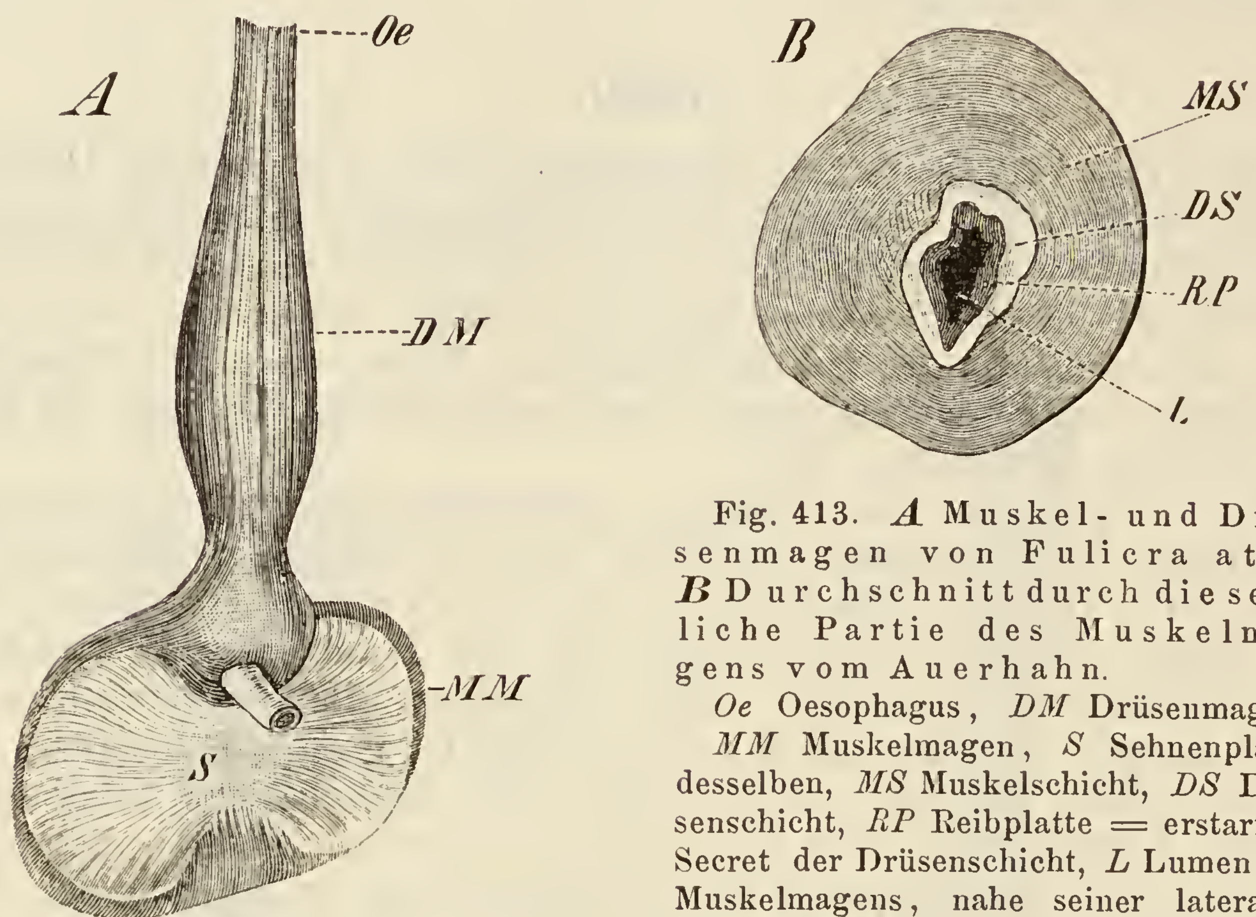


Fig. 413. *A* Muskel- und Drüsenmagen von Fulicra atra. *B* Durchschnitt durch die seitliche Partie des Muskelmagens vom Auerhahn.
Oe Oesophagus, *DM* Drüsenmagen, *MM* Muskelmagen, *S* Sehnenplatte desselben, *MS* Muskelschicht, *DS* Drüsenschicht, *RP* Reibplatte = erstarrtes Secret der Drüsenschicht, *L* Lumen des Muskelmagens, nahe seiner lateralen Grenze.

Der Drüsenmagen liegt stets in der Axenverlängerung des Oesophagus und zwar schliesst er sich unmittelbar an sein Hinterende an. Dabei ist er sowohl von ihm als vom Muskelmagen mehr oder weniger deutlich abgesetzt. Die einfachen oder zusammengesetzten Drüsen stehen entweder dicht zusammengedrängt oder spärlicher vertheilt.

Letzteres ist z. B. der Fall bei Casuarius, Struthio, den Procellaridae und Aptenodytes und hier übertrifft der Drüsenmagen den Muskelmagen bedeutend an Volumen. Das Sekret vermag bei gewissen Raubvögeln, fleischfressenden Reihern, Cormoranen und einigen Störchen sogar Knochen und Fischgräten völlig aufzulösen. Klein ist der Drüsenmagen im Allgemeinen bei den Lamellirostres, Rasores, Psittaci und besonders bei Alcedo und Halcyon; gross ist er bei den Ratiten, Tubinares, Steganopodes, Raptatores, Pici und vielen Passerinen. Man sieht daraus, dass sein Volumen sich nicht nach vegetativer oder animalischer Kost richtet (Gadow).

Der Muskelmagen ist tief in die Körperhöhle hinabgerückt und nimmt den grössten Theil der mittleren und linken Bauchhöhle ein. Der Pylorus liegt wie bei Crocodiliern nahe der Cardia, und die zum grössten Theil durch die ausserordentlich starke Muskulatur bestimmte äussere Form des Magens ist entweder sackartig, rundlich-oval oder hat sich der linke und rechte Seitentheil zu einem tiefroth fleischigen Musculus lateralis entwickelt, in welchem Fall der Magen meistens eine etwas plattgedrückte, kantige, eckige Form annimmt und sich vom Vormagen stets scharf absetzt. Man kann mit Gadow die erstere

1) Nur in Ausnahmsfällen wirkt er zugleich chemisch.

Form als den einfachen, die letztere als den zusammengesetzten Muskelmagen bezeichnen. Beide besitzen die, bei Crocodiliern schon angedeutete, aponeurotische Platte (Fig. 402 *A*) zu beiden Seiten in stärkster Entwicklung und hier wie dort laufen die Muskelfasern von Centrum tendineum zu Centrum tendineum.

Während nun aber der „einfache Magen" von einer zarten, stark secernirenden, Drüsen führenden Schleimhaut ausgekleidet wird (Figur 413 **B**, *DS*) und das zähflüssige Sekret hier vermöge seiner Consistenz eine von den Magenwänden häufig leicht abziehbare Haut bildet [1]), erstarrt das Sekret des „zusammengesetzten" Magens zu einer derben, harten Schicht von hornartiger Consistenz (Fig. 413 **B**, *RP*). Dieser hornige Ueberzug ist mehrschichtig und lässt sich als aus

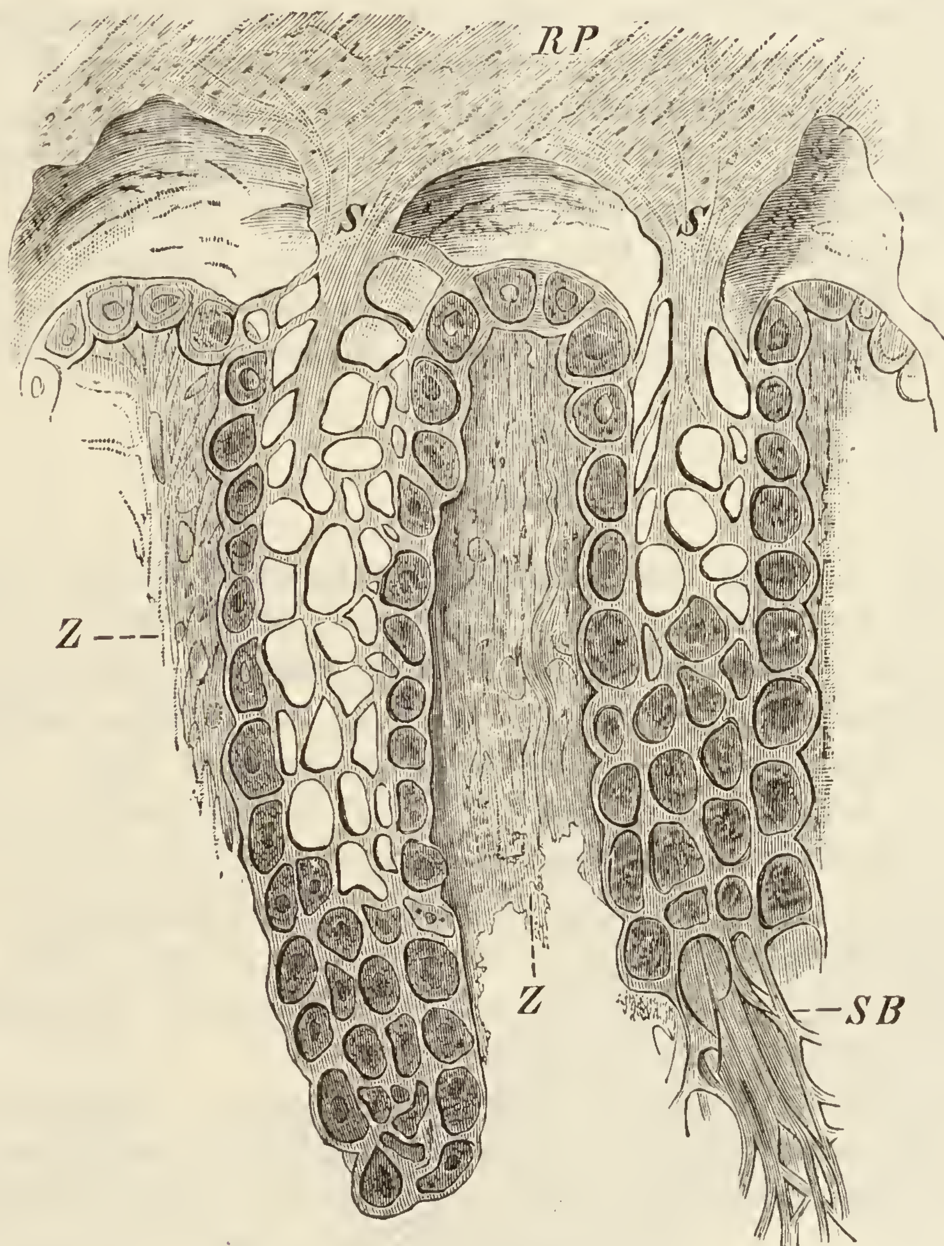


Fig. 414. Durchschnitt durch die Drüsenschicht des Muskelmagens der Taube. Starke Vergrösserung. Zwei tubulöse Drüsen sind getroffen. Im Innern derselben sieht man das erstarrte Secretnetz, dessen Bälkchen *SB* nach oben zu bei *SS* mehr und mehr confluiren, um endlich in die Reibplatte *RP* überzugehen. Oberhalb von *RP* ist das freie Magenlumen zu denken. Die Drüsenzellen sind zum grossen Theil aus den Secretmassen herausgefallen. *Z Z* die die einzelnen Drüsen trennende, fibrilläre Zwischensubstanz.

1) Dies gilt z. B. für die Papageien und die Raubvögel, wie namentlich für die Eulen. Einen solchen einfachen Magen besitzen Vögel, deren Nahrung vorzugsweise aus Insecten, Fleich und weichen Früchten besteht. Der Magen der ächten Fischfresser, wie Ardea, Halieus etc., ist ein langer, gestreckt ovaler, fast bis zum After reichender, weichhäutiger, grosser Sack; bei den Tubinares dagegen ist der Magen rudimentär geworden und wird von dem monströsen Vormagen vertreten. Aehnlich verhält es sich bei Casuar.

den einzelnen, erstarrten Sekretströmchen der Drüsen des Muskelmagens entstanden nachweisen (Leydig, Hasse, Wiedersheim).

Seine Oberfläche ist oft wie gerieft oder gerunzelt und die von ihm erzielte reibende Wirkung wird dadurch noch gesteigert, dass die betreffenden Vögel [1]) kleine Steinchen und Sand mit verschlingen.

So leistet also der Muskelmagen gewissermaassen einen mechanischen Ersatz für das fehlende Gebiss und nirgends in der übrigen Thierreihe ist die mechanische Thätigkeit des Tractus intestinalis in dem Maasse ausgesprochen wie bei den Vögeln.

Zwischen der einfachen und zusammengesetzten Form des Muskelmagens giebt es zahlreiche Uebergänge, die sich nach der Beschaffenheit der Nahrung richten.

Selten ist das Vorkommen jenes uns von den Crocodiliern her schon bekannten Pylorusmagens, der somit bei den Vögeln eine dritte Magenabtheilung repräsentirt. Er dient offenbar zur weiteren Vorbereitung der Nahrung, bis sie in den Darm übertritt und um sie zurückzuhalten, sind im Pylorusmagen klappenartige Ringfalten vorhanden. Ein solcher Pylorusmagen findet sich bei den Pygopodes, Steganopodes, Erodii, Mergus, Gallinula, Porphyrio, bei den Pelargi, besonders bei Ciconia alba und nigra, also meistens bei Fischfressern (Gadow).

Säuger.

Hier ist der Anfang des Oesophagus stets erweitert und zu einem deutlichen Pharynx differenzirt, an dem sich zahlreiche Ringmuskeln sowie eine Längsmuskulatur unterscheiden lassen. Beide dienen, indem sie theils schnürend, theils hebend wirken, zur Fortschaffung des Bissens, nachdem dieser den Isthmus faucium passirt hat.

Der Oesophagus (Fig. 415, *Oe*) ist stets deutlich vom Magen abgegrenzt und letzterer unterliegt in formeller Beziehung so zahlreichen, unter dem Einfluss der Nahrung stehenden Modificationen, wie sie uns in keiner andern Wirbelthierklasse begegnen. (Vergl. Fig. 416.)

Im Allgemeinen besitzen Pflanzenfresser einen grösseren, complicirter gebauten Magen als Fleischfresser.

Die senkrechte Stellung, sowie die schlanke, schlauchartige Form des Magens, wie sie uns bei niederen Wirbelthieren begegnet ist, kommt hier nur sehr ausnahmsweise noch vor; in der Regel besitzt der Magen eine mehr oder weniger quere Lage, sowie eine rundlich-ovale oder mehr gestreckte Sackform, an der man eine Cardia (Fig. 415, *Ca*), eine Pars pylorica *(Pp)*, eine Curvatura major (*Cma*) und minor *(Cmi)* unterscheiden kann.

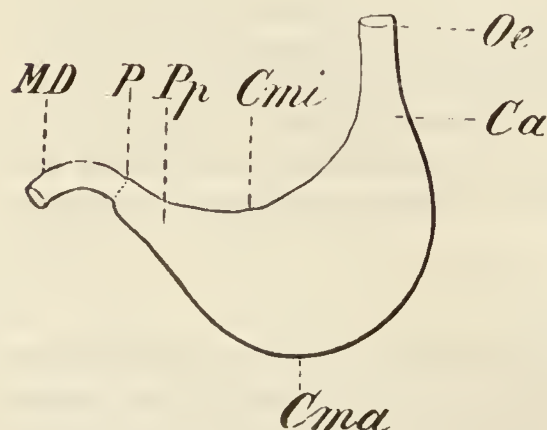


Fig. 415. Indifferente Form des Säugethiermagens. Schema.
Oe Oesophagus, *Ca* Cardia, *Cma Cmi* Curvatura major und minor, *Pp* Pars pylorica, *P* Pylorus, *MD* Anfang des Mitteldarmes.

---

1) Es sind dies Vegetabilienfresser, deren Nahrung eine starke mechanische Zerkleinerung bedarf (Lamellirostres, Ratiten, Tauben, Hühner, körnerfressende Singvögel).

Diese gewissermaassen indifferente Form, wie sie den meisten Carnivoren (Fig. 416, A) zukommt, erfährt die erste höhere Differenzirung durch das Auftreten eines Blindsackes, links von der Cardia. Letzterer, in Spuren schon bei Echidna (Fig. 416, H) ausgebildet, erreicht bei Marsupialiern, Edentaten und Nagern eine bessere Entwicklung und kommt auch dem Menschen und den meisten Affen zu [1]).

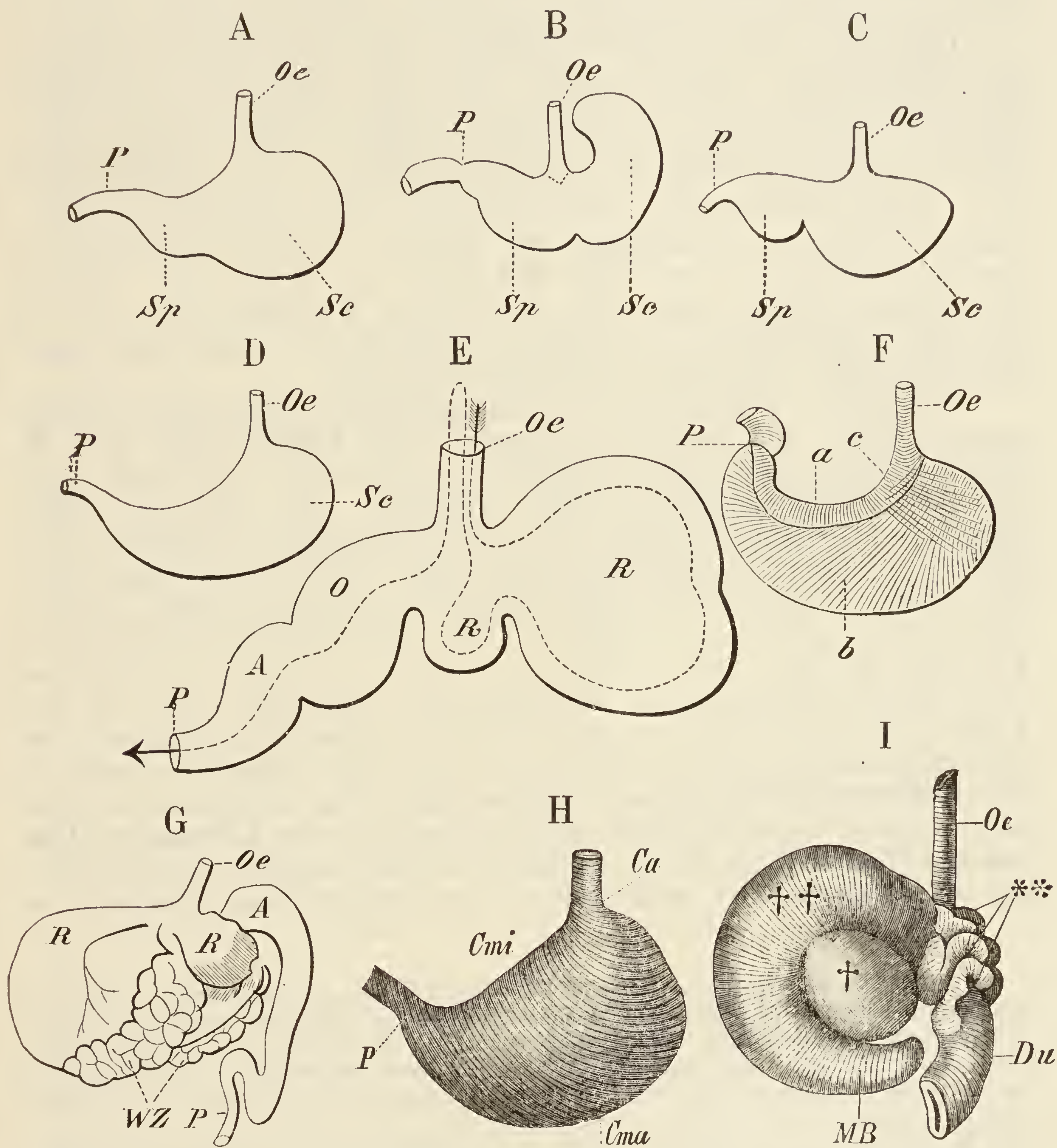


Fig. 416. Verschiedene Formen von Säugethiermägen. *A* Hund, *B* Mus decumanus, *C* Mus musculus, *D* Wiesel, *E* Schema für den Wiederkäuermagen; der eingezeichnete Pfeil giebt den Gang der Nahrung an, *R R* Rumen und Reticulum, *O* Omasus, *A* Abomasus, *F* Menschlicher Magen von innen her auf seine Muskeln *a*, *b*, *c* präparirt, *G* Magen des Kameels, *R R* Rumen und Reticulum, *A* Abomasus, *WZ* Wasserzellen, *H* Magen von Echidna hystrix, *Cmi* Curvatura minor, *Cma* Curvatura major, *I* Magen von Bradypus tridactylus, † † der dem Rumen —, † der dem Reticulum des Wiederkäuermagens entsprechende Abschnitt; ersterer ist bei *MB* in einen Blindsack ausgezogen, * * Ausstülpungen des Duodenums (*Du*). Fig. *G* nach Gegenbaur.

Oe Oesophagus, *P* Pylorus, *Sc* Saccus cardiacus, *Sp* Saccus pyloricus, *Ca* Cardia.

1) Beim Schwein schnürt sich das linke Magenende zu einem blinddarmähnlichen Anfang ab.

Diese Ausbuchtung des Magens in einen Blindsack kann dadurch eine noch höhere Stufe gewinnen, dass es in Folge einer Einschnürung zur theilweisen Abkammerung des früher einfachen Lumens in zwei Cavitäten kommt. Daraus resultirt dann ein Saccus pyloricus *(Sp)* und cardiacus *(Sc)*, welch letzterer zugleich den Blindsack in sich schliesst.

Derartigen Modificationen begegnet man bei vielen Nagethieren, wie z. B. beim Hamster und bei Mäusen (Fig. 416, **B**, **C**, **D**).

Indem sich nun die den Blindsack in sich begreifende Abtheilung des Magens noch einmal absackt, wird jene Einrichtung angebahnt, welche zur Bildung des Wiederkäuer- (Fig. 416, **E**), Tylopoden- (Fig. 416, **G**) und Cetaceenmagens führt [1]). Den Uebergang dazu bildet der Magen von Dycotyles (Gegenbaur), und wie hier durch eine zweite Ausbuchtung des Blindsackes drei Magenabtheilungen bestehen, so begegnen wir auch bei manchen Wiederkäuern derselben Dreitheilung des Magens; bei andern aber entsteht vom Saccus pyloricus aus noch eine weitere Ausbuchtung, so dass wir jetzt im Ganzen vier mit einander communicirende Magenräume zu unterscheiden haben [2]).

Der erste, als ausgebuchteter Magenblindsack erscheinende, weitaus grösste Raum, der sogenannte **Rumen** oder **Pansen** (Fig. 416, **E**, *R* rechts) sowie der dicht anliegende, mit letzterem unmittelbar neben der Cardia communicirende zweite Abschnitt, der sogenannte **Netzmagen (Reticulum)** (*R* links) dient nur als einfacher Behälter, worin sich die aufgenommene Nahrung ansammelt. Von hier aus steigt letztere wieder durch den Oesophagus hinauf in die Mundhöhle, um hier noch einmal gekaut zu werden. (Vergl. die Richtung des Pfeiles in Fig. 416, **E**). Ist dies geschehen, so wird die durch den Oesophagus *(Oe)* wieder herabgestiegene Nahrung durch Schliessung einer von der Cardia in den Blättermagen [3]) gehenden Rinne (Schlundrinne) vom Netzmagen abgesperrt und direkt in den dritten Magenabschnitt, in den **Blättermagen (Omasus s. Psalterium)** (Fig. 416, **E**, *O*) und von hier in den vierten und letzten Magenabschnitt, in den **Labmagen (Abomasus)** (Fig. 416, **E**, *A*) übergeführt. Nur der letztere, der beim Foetus und Neugeborenen noch weitaus den grössten Magenabschnitt re-

---

1) Nach den Untersuchungen von M. Weber über den Cetaceen-Magen erscheint es sehr wahrscheinlich, dass die gut bezahnte Urform der Cetaceen einen einfachen Magen hatte, schlauchförmig, wie derjenige der Pinnipedia mit umgebogenem Pylorustheil. Letzterer erlitt dann zuerst Veränderungen durch Anpassung an die Lebensweise auf hoher See. Später erst sackte sich auch die Cardia pansenartig aus, um als Kropf zu functioniren.

2) Auch bei Edentaten, z. B. Bradypus (Fig. 416, *I*) kommt es zu einer ähnlichen Abkammerung des Magens. Besonders bemerkenswerth ist hiebei der zu einem spitzen, blinddarmähnlichen Fortsatz ausgezogene Magenblindsack (*MB*), sowie das Auftreten einer Anzahl kleiner, dichtgedrängter, wurstförmiger Aussackungen in der Pars pylorica (**). Die dem Pansen, dem Netz- und Blättermagen der Wiederkäuer entsprechenden Abtheilungen (†† und †) sind ohne Schwierigkeit zu erkennen.

Bei blutsaugenden Chiropteren (Desmodus) ist der Magenblindsack zu einem langen, gewundenen Schlauche ausgezogen.

3) Dieser fehlt manchen Wiederkäuern, wie den Tylopoden und Moschiden, so dass diesen nur die oben schon erwähnte, dreigetheilte Magenform zukommt. Der Omasus ist phylogenetisch und ontogenetisch als jüngstes Differenzirungsproduct bei der allmäligen Herausbildung des Wiederkäuermagens zu betrachten. Er variirt auch formell und ebenso in der Ausbildung seiner Blätter am meisten; am voluminösesten ist er bei Bos. Er durchläuft ontogenetisch phylogenetisch niedrigere Entwicklungsstufen.

präsentirt, ist der eigentliche Verdauungsmagen und ist dementsprechend mit Labdrüsen ausgestattet.

Die Namen der verschiedenen Magenabtheilungen beruhen z. Th. auf der netzartigen, beziehungsweise blättrigen Anordnung der Mucosa. Die Blätter setzen sich übrigens auch noch, wenn auch etwas schwächer, in den Labmagen fort. Die Schleimhaut des Rumen ist in der Regel, zumal bei Tylopoden und Antilopen, mit hart anzufühlenden Leisten und Höckern besetzt, die offenbar auf eine mechanische Zerkleinerung der Nahrung berechnet sind. In demselben Sinn ist die hornige Substanz zu deuten, die sich im ersten Magenabschnitt der Delphine findet. In demselben Magenabschnitt des Kamels finden sich blasenartige, dicht zusammenhängende Ausbuchtungen, die als Wasserbehälter, als sogenannte Wasserzellen fungiren (Fig. 416, G, *WZ*).

3) Mitteldarm.

Der Mitteldarm beginnt, wie ich oben betont habe, stets dicht hinter der Einmündung des Gallenganges und setzt sich entweder in den Enddarm ohne äusserlich erkennbare Grenze fort oder sind beide deutlich von einander abgesetzt.

Auf seinem Lauf nach rückwärts ist er entweder ganz gerade gestreckt oder zeigt er einen welligen Verlauf oder endlich ist er in mehr oder weniger zahlreichen Schlingen aufgewickelt und erreicht dadurch unter Umständen eine sehr beträchtliche Länge. Wie diese seine Länge, so wechselt auch die Stärke seines Calibers sowie auch die Dicke seiner Wandungen sehr bedeutend.

a) FISCHE.

Bei Amphioxus, den Cyclostomen, den Dipnoërn, Chimaeren, manchen Teleostiern und Proteus läuft, wie oben erwähnt, der gesammte Tractus ganz gerade nach hinten und der Mitteldarm ist äusserlich entweder gar nicht differenzirt oder macht sich sein Anfang, abgesehen von der Einmündungsstelle des Gallenganges, durch ein verschiedenes Colorit (Protopterus) und eine plötzliche Erweiterung des Darmrohres bemerklich, so z. B. bei Cyclostomen, Dipnoërn und Chimaeren.

Wie wir schon beim Vorderdarm und vor Allem beim Magen dem Bestreben begegneten, durch mannigfache Ausbuchtungen und Divertikel eine Verlangsamung der Fortbewegung des Speisebreies, eine Vergrösserung der verdauenden Fläche und dadurch endlich eine Steigerung der Resorption herbeizuführen, so sehen wir auch beim Mitteldarm dasselbe Princip durch Bildung von Falten, Leisten und Papillen der Mucosa auf das Mannigfaltigste durchgeführt. Ich werde mich über diesen Punkt später weiter verbreiten und will hier nur Folgendes hervorheben.

Schon bei Ammocoetes begegnen wir einer, eine halbe Spiralwindung beschreibenden, dorsal beginnenden und ventral endigenden Längsfalte, welche sowohl gegen den Magen als gegen den sehr kurzen Enddarm mit einer ringförmigen Klappe endigt. Dieselbe Spiralfalte findet sich, allerdings schon mit drei Windungen, bei Chimaera und endlich, noch besser ausgeprägt, bei Dipnoërn, wie z. B. bei Protopterus. Sie besteht aus denselben Schichten wie der übrige

Darm und ist bei Petromyzonten entstanden zu denken durch die Einlagerung eines starken, längs verlaufenden, arteriellen Gefässes, aus welchem seitlich kleinere Aeste abgehen. Aus diesen sammelt sich dann das Blut in einer weiten Vene, welche dorsal am Darm hin verläuft und endlich als Vena portarum zur Leber tritt (Langerhans). Myxinoiden besitzen keine Spur dieser Falte. Ueber das cavernöse Gewebe des Mitteldarmes habe ich mich schon bei der Beschreibung des Vorderdarmes ausgesprochen.

Bei den Selachiern erzeugt der am Ende des Pylorusrohres beginnende Mitteldarm keine sehr zahlreichen Windungen, ja zeigt häufig nur einen leicht welligen Verlauf und besitzt keine bedeutende Länge. Am kürzesten ist er bei Rochen, wo er zugleich stark aufgetrieben ist. Als Ersatz für die fehlende Länge kommt allen Selachiern eine wohl ausgebildete, in der Regel schraubenartig gewundene **Spiralklappe** zu[1]), welche dicht hinter der Einmündung des Gallenganges beginnt und bis gegen den Anfang des Spiraldarmes sich erstreckt. Sie besteht nur aus Schleimhaut ohne Quer- und Längsmuskeln.

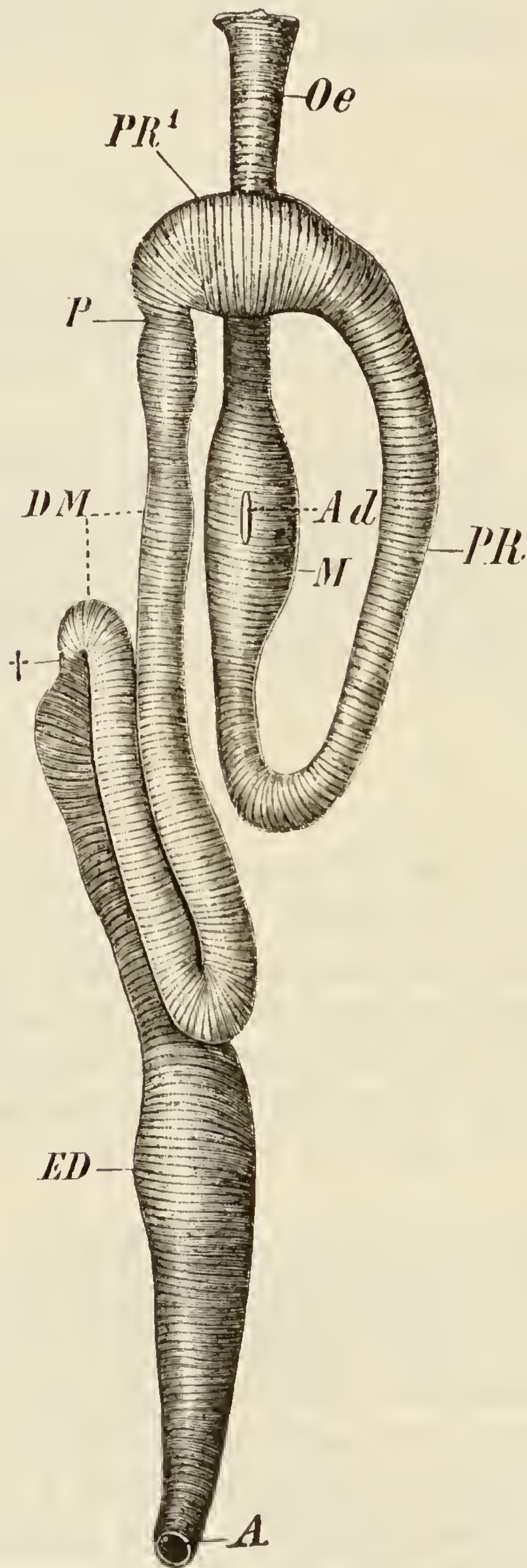


Fig. 417. Tractus intestinalis vom Stör.
Oe Oesophagus, *PR*, *PR*¹ Pylorusrohr, *M* Magen mit dem Aditus ad ductum pneumaticum *Ad*, *MD* Mitteldarm, *ED* Enddarm, *A* Anus.

Der Mitteldarm der Ganoiden besitzt im Allgemeinen keine reicheren, enger zusammengeschobenen Windungen als derjenige der Selachier. Man unterscheidet ein vom Ende des Pylorusrohres weit gegen den Enddarm herabsteigendes, hie und da (Lepidosteus) wellig verlaufendes Stück, welches dann wieder unter scharfer Biegung kopfwärts umbiegt und so eine Schlinge erzeugt. Aus dieser entwickelt sich weiterhin der caudalwärts laufende Enddarm (Fig. 420, *DE*).

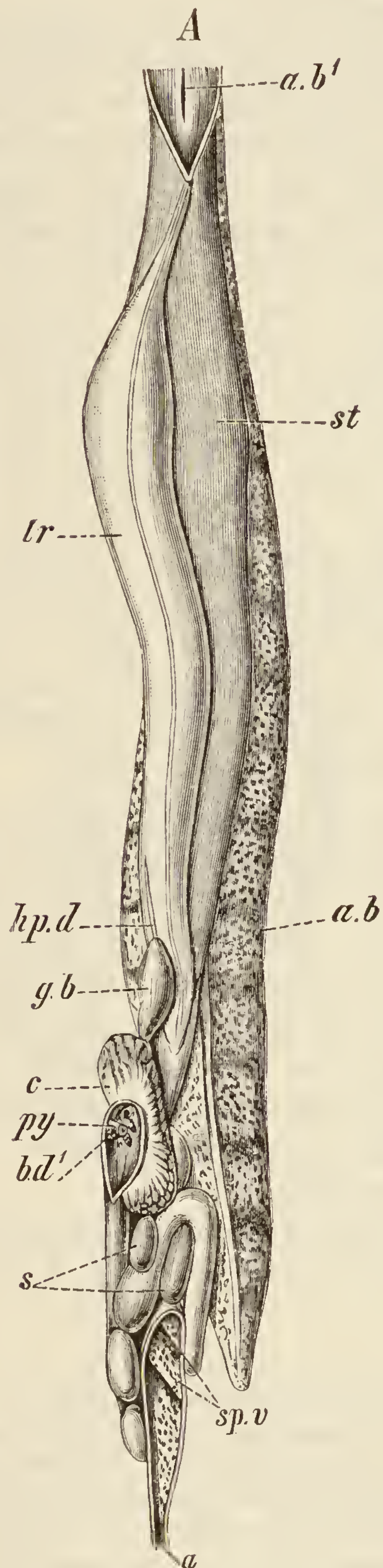
Von diesem Verhalten weicht einzig und allein der Mitteldarm des Polypterus ab, insofern er vom Pylorus an ganz gerade, ohne jegliche Schlingenbildung, nach hinten verläuft. Anfangs gleichmässig cylindrisch, zeigt er später zwei Auftreibungen, eine vordere und eine hintere, und zugleich nimmt die Darmwand eine viel zartere, fast transparente Beschaffenheit an.

Allen Ganoiden kommt eine Spiralklappe zu, die aber den Selachiern und Dipnoërn gegenüber schon auf eine regressive Metamorphose hinweist. Am besten ausgeprägt ist sie noch bei Poly-

1) Bei der Familie der Carchariae und bei der Gattung Galeocerdo ist sie in einer longitudinalen Linie segelartig befestigt und dabei spiralförmig gerollt (Stannius).

pterus, wo sie an dem Punkte *S* der Figur 420, also in einiger Entfernung vom Pylorus, beginnt, anfangs eine ziemliche Strecke rein longitudinal verläuft und dann einige Windungen erzeugt, welche bis zum Enddarm nach rückwärts reichen.

Bei Acipenser, Spatularia und Amia, besonders aber bei letzterem Fisch, ist die Spiralklappe viel weniger entwickelt als bei Polypterus und zugleich ist sie in das (bei Acipenser aufgetriebene) Hinterende des Mitteldarmes, beziehungsweise in den Enddarm verlegt. Sie ist eigentlich nur noch spurweise durch vier schwache Falten angedeutet und bei Lepidosteus besteht sie gar nur aus anderthalb Touren, welche wenige Centimeter vom Anus entfernt liegen (Fig. 418, **A**, *sp*, *v*).



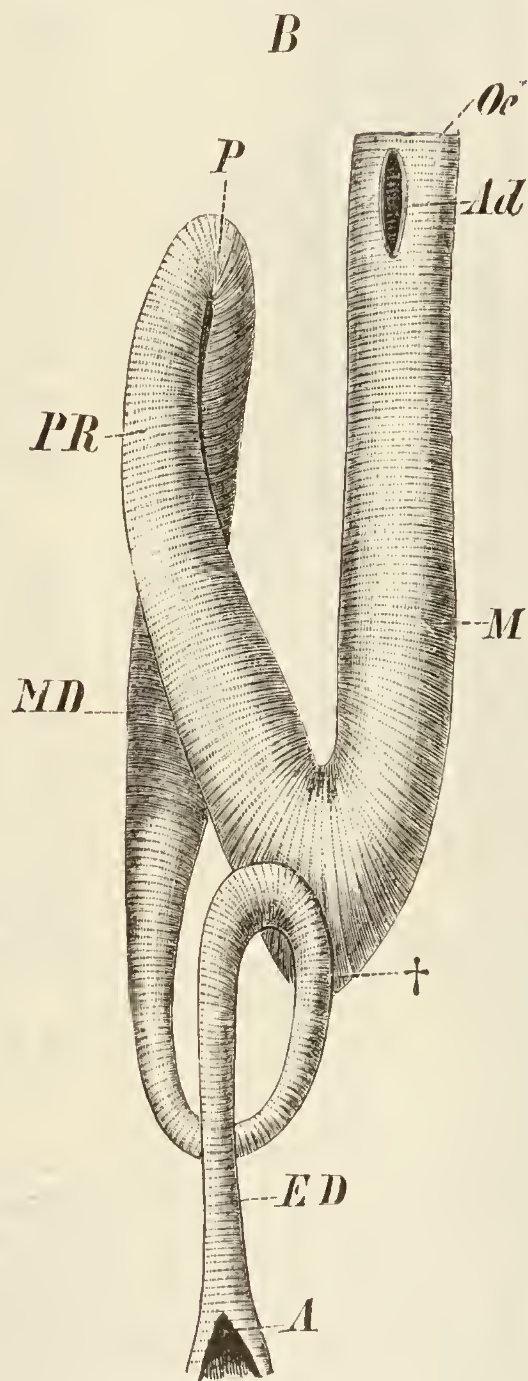


Fig. 418. *A* Eingeweidesystem von Lepidosteus. Nach W. N. Parker und Balfour.

a Anus, *ab* Schwimmblase, *a.b*¹ Einmündung der letzteren in den Vorderdarm, *b.d*¹ Einmündung des Gallenganges in den Beginn des Mitteldarmes, *c* Appendices pyloricae, mit mehreren Oeffnungen in den Mitteldarm einmündend, *g b* Gallenblase, *hp.d* Ductus hepaticus, *lr* Leber, *py* Pylorus, *st* Magen, *S* Milz, *sp.v* Spiralklappe im Enddarm.

Fig 418. *B* Tractus intestinalis von Amia.

Oe Oesophagus, *Ad* Zugang zum Ductus pneumaticus, *M* Magen, † Blindsack desselben, *PR* Pylorusrohr, *P* Gegend des Pylorus, *MD* Mitteldarm, *ED* Enddarm, *A* Anus.

Mit den Ganoiden erlischt die Spiralfalte in der Thierreihe vollständig[1]), dass sie sich aber früher noch auf höher organisirte Thierformen fortgesetzt haben muss, das beweisen die Koprolithen der jurassischen Enaliosaurier, an welchen ein deutlicher Abdruck einer Spiralklappe zu erkennen ist.

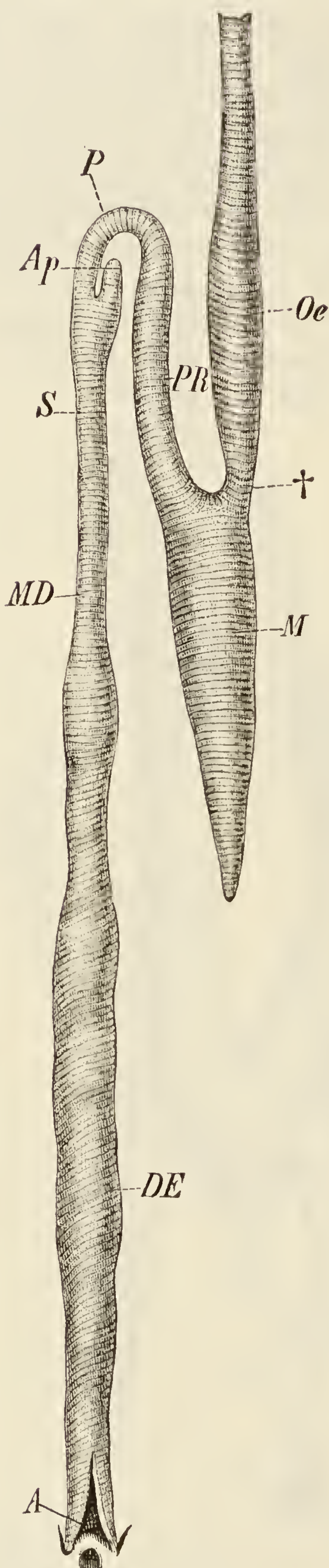


Fig. 419. Tractus intestinalis von Polypterus isolirt. (Jüngeres Exemplar). *Oe* Oesophagus, welcher bei † durch eine Einschnürung vom Magen *M* abgesetzt ist, *PR* Pylorusrohr, *P* Gegend des Pylorus, *Ap* Einzige Appendix pylorica, *MD* Mitteldarm, in welchem bei *S* die Spiralklappe beginnt, *ED* Enddarm, *A* Anus, in dessen Nähe die Pori abdominales und die Urogenitalorgane münden.

Während wir nun in der Spiralklappe eine Einrichtung kennen gelernt haben, die als von niedrigeren Fischen, wie von den Cyclostomen und Selachiern herauf, vererbt anzusehen ist, tritt bei Ganoiden zum erstenmal ein neues Organ auf, das sich auch auf die Teleostier forterbt. Es sind das die unter dem Namen der **Appendices pyloricae**[2]) bekannten Ausstülpungen des Mitteldarmes, welche hinter dem Pylorus im Bereich des einmündenden Ductus choledochus ihre Lage haben. Sie sind bei Acipenser zu einer einzigen compacten, kuchenartigen Masse vereinigt, die ventralwärts abgeplattet, dorsalwärts aber leicht gewölbt ist und deren Lage ich schon bei der Schilderung des Vorderdarmes näher präcisirt habe (Fig. 419, *Ap*). Ihre Wände sind stark musculös.

Bei Spatularia besitzt das Organ nicht jene compacte Beschaffenheit, sondern ist grob fingerartig gelappt und das im Innern befindliche weite Lumen buchtet sich in die verschiedenen Lappen hinein aus. Die Mündung in den Darm ist bei Spatularia wie bei Acipenser sehr weit und liegt gerade gegenüber dem einmündenden Gallengang. Die mit Drüsen überreich ausgestattete Mucosa ist in feinen Netzen erhoben.

Eine sehr reiche Ausbildung erreichen die Appendices pyloricae bei Lepido-

1) Bei wenigen Teleostiern, so z. B. bei Butyrinus, Chirocentres und Osmerus esperlanus scheinen sich noch schwache Spuren einer Spiralklappe erhalten zu haben, doch bedarf dies einer erneuten Prüfung.

2) Es handelt sich dabei, nach Krukenberg, um ein, in chemischem Sinn, noch neutrales Organ, während im Magen und in einem Theil des Darmcanales eine Pepsinbildung vorkommt.

steus. Sie sind, wenn auch kurz, so doch äusserst zahlreich, umgeben den Mitteldarm fast in seiner ganzen Circumferenz und werden durch Bindegewebe untereinander zu einem gewaltigen Paket vereinigt (Fig. 418, *c*). In dieses herein macht das Darmlumen eine blasenartige Aussackung und darein münden die einzelnen Appendices.

Zu dieser reichen Entwicklung des Organs von Lepidosteus steht die aus einem einzigen Blinddarm bestehende Appendix pylorica des Polypterus (Fig. 419, *Ap*) in scharfem Gegensatz. Sie ist kurz, nach vorne gegen die Pylorusschlinge gerichtet, mit sehr dicker, musculöser Wandung versehen und documentirt sich so als eine einfache, wurstförmige Ausstülpung des gesammten Darmes.

Bei Teleostiern (Fig. 420, 421, *Ap*) schwanken die Appendices pyloricae nach Zahl und Grösse ausserordentlich, ja sie können

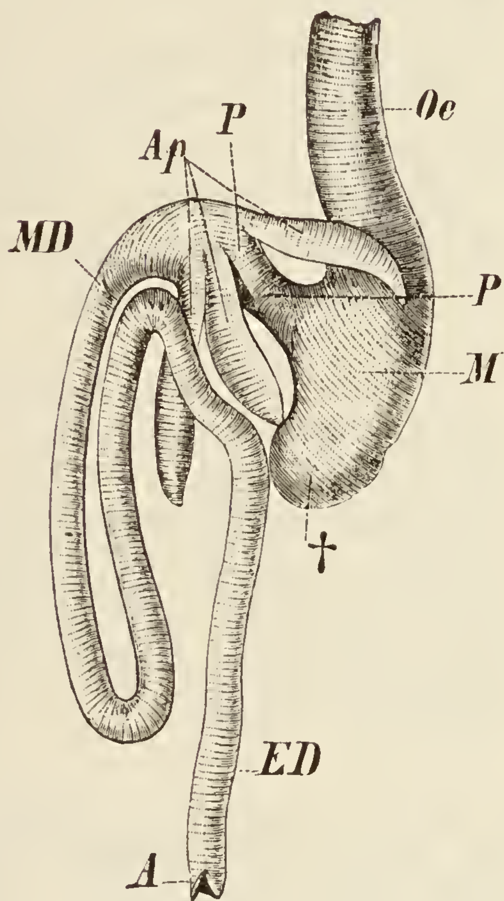


Fig. 420.

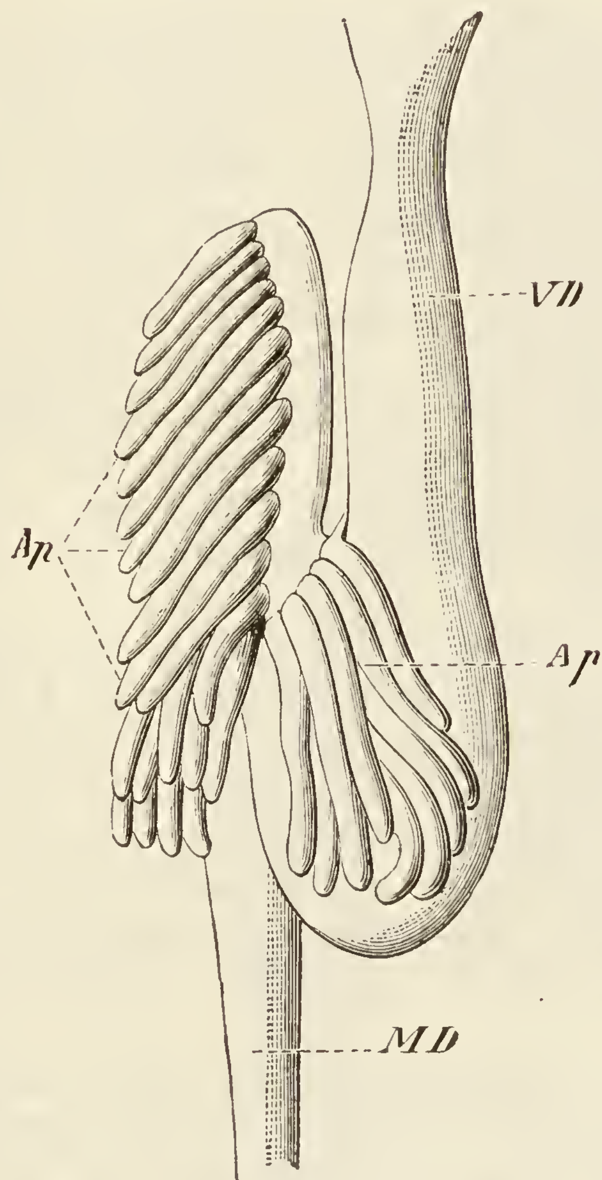


Fig. 421.

Fig. 420. Tractus intestinalis des Flussbarsches. *Oe* Oesophagus, *M* Magen, † Blindsack desselben, *PP* Kurzes Pylorusrohr resp. Pylorusgegend, *Ap* Appendices pyloricae, *MD* Mitteldarm, *ED* Enddarm, *A* Anus.

Fig. 421. Ein Stück des Tractus intestinalis von Salmo labrax, nach Rathke. *VD* Vorderdarm, *AA* Appendices pyloricae, *MD* Mitteldarm.

auch ganz [1]) fehlen, wie z. B. bei Siluroiden, Labroiden, Cyprinodonten, Plectognathen, Lophobranchiern etc.

Ihr Auftreten, sowie der Grad ihrer Ausbildung scheint zur geringeren oder höheren Differenzirung eines Magens in gerader Proportion zu stehen, doch kommen auch Ausnahmen vor (Ophidium barbatum).

1) Auch bei Amia habe ich sie vermisst.

Während Ammodytes wie Polypterus nur eine einzige Appendix pylorica besitzt, kommen Rhombus maximus zwei einander gegenüberliegende und Pleuronectiden 3—5 Blinddärme zu.

Perca (Fig. 420, *Ap*) besitzt drei und, um gleich die anderen Extreme zu nennen, so finden sich bei Salmo labrax (Fig. 421, *Ap*) 60 und bei Scomber scombrus nicht weniger als 191 Appendices pyloricae. Ihre Stellung resp. ihre Einmündung in den Darm ist, wenn nicht mehr als 8—10 vorhanden sind, kreisförmig, in anderen Fällen liegen sie einreihig zum Darm oder einander gegenüber. Entweder mündet jedes Blinddärmchen für sich in den Darm oder münden zwei oder mehr in einen gemeinsamen Gang zusammen. Wieder in anderen Fällen, wie z. B. bei Thynnus vulgaris und alalonga, Pelamys sarda u. a., werden die einzelnen Appendices, ganz ähnlich wie bei Acipenser, durch Bindegewebe und Gefässe zu einer compacten, drüsenartigen Masse verbunden.

Was die Bedeutung der Appendices pyloricae anbelangt, so ist sie sicherlich unter demselben Gesichtspunkt aufzufassen, wie die Spiralfalte, d. h. es handelt sich eben wieder um eine Vergrösserung der resorbirenden verdauenden Fläche[1]). Dabei ist es interessant, wie die Spiralklappe einer-, sowie die Appendices pyloricae andrerseits insofern in einem gegenseitigen Wechselverhältniss stehen, als sie in ihrem Auftreten einander bis zu einem gewissen Grade ausschliessen (Wiedersheim). Die beste Illustration hierfür liefert der noch mit einer relativ gut entwickelten Spiralklappe versehene Polypterus, welcher, wie wir gesehen haben, nur eine einzige Appendix pylorica besitzt, während der mit einer nur sehr spärlichen Spiralfalte ausgestattete Lepidosteus überreich mit Appendices pyloricae versehen ist.

Früher nahm man an, dass sich das Pankreas und die Appendices pyloricae in ihrem Auftreten gegenseitig ausschliessen, bis man nachwies, dass beide nicht selten, wie z. B. bei Salmo salar, Clupea harengus, Acipenser sturio etc., neben einander vorkommen können. Gleichwohl aber hat Krukenberg nachgewiesen, dass die Appendices pyloricae für ein fehlendes Pankreas physiologisch eintreten, dass sie, mit andern Worten, ein pankreatisches Secret liefern können. In andern Fällen scheinen sie indess nur der Schleimabsonderung zu dienen.

Was nun den übrigen Mitteldarm der Teleostier betrifft, so bleibt er in der Regel überall von gleicher Weite und verläuft, wie wir bereits wissen, entweder vollständig gerade und ist kurz[2]), oder aber erreicht er, wie z. B. bei manchen Cyprinoiden (Labeo) und Loricarinen (Hypostoma), eine beträchtliche Länge und erzeugt zahlreiche Windungen. Letzteres gilt auch für Lutodeira chanos und unter den Theutyi für Naseus (Stannius).

Verhältnissmässig weit ist der Mitteldarm bei Pleuronectiden, wo es sich um ganz eigenthümliche, mit der beschränkten Bauchhöhle im Zusammenhang stehende Lagerungsverhältnisse desselben handelt. Ebenfalls weit ist der Mitteldarm bei Blennien, Crenilabren, Gobien u. a.

---

1) Der schlagendste Beweis hierfür liegt in den ungemein geräumigen Appendices pyloricae von Spatularia, die ich in einem Fall ganz vollgepfropft mit Speiseresten fand.

2) Am kürzesten bei Syngnathen und vor allem bei Lepadogaster biciliatus.

Sehr eng ist er bei Mugil cephalus, wo er im Verhältniss zur Körperlänge die grösste Ausdehnung unter allen Fischen erreicht (Rathke).

b) AMPHIBIEN.

Abgesehen von Proteus erzeugt der Mitteldarm stets eine, wenn auch bei Ichthyoden noch geringe Zahl von Windungen (4—5) und besitzt eine gleichmässige Dicke, ohne überall durch einen deutlichen Pylorus vom Magen abgesetzt zu sein. Bei Derotremen sowie bei Salamandrinen nimmt die Zahl der Darmwindungen beträchtlich zu und zugleich schieben sie sich viel mehr zusammen, so dass z. B. bei Menopoma ein sehr enges, rechts vom Magen liegendes Convolut von Darmschlingen existirt (Fig. 422, 423, *MD*).

Bei Gymnophionen zeigt der Mitteldarm einen der Leibesform entsprechenden, gestreckteren oder doch nur leicht welligen Verlauf (vergl. Fig. 405).

Bei Anuren erzeugt der Mitteldarm, dessen Anfangsstück blasig aufgetrieben sein kann (Pipa), eine Anzahl von, zum grössten Theil in der rechten Hälfte der Abdominalhöhle liegenden Schlingen. Bei Anuren-Larven dagegen zeigt er sich, um in seiner grossen Längenausdehnung in dem relativ kleinen Leibesraum Platz zu finden, spiralig, nach Art einer Uhrfeder aufgewickelt. Bei der Metamorphose tritt dann eine Reduction der Darmlänge ein.

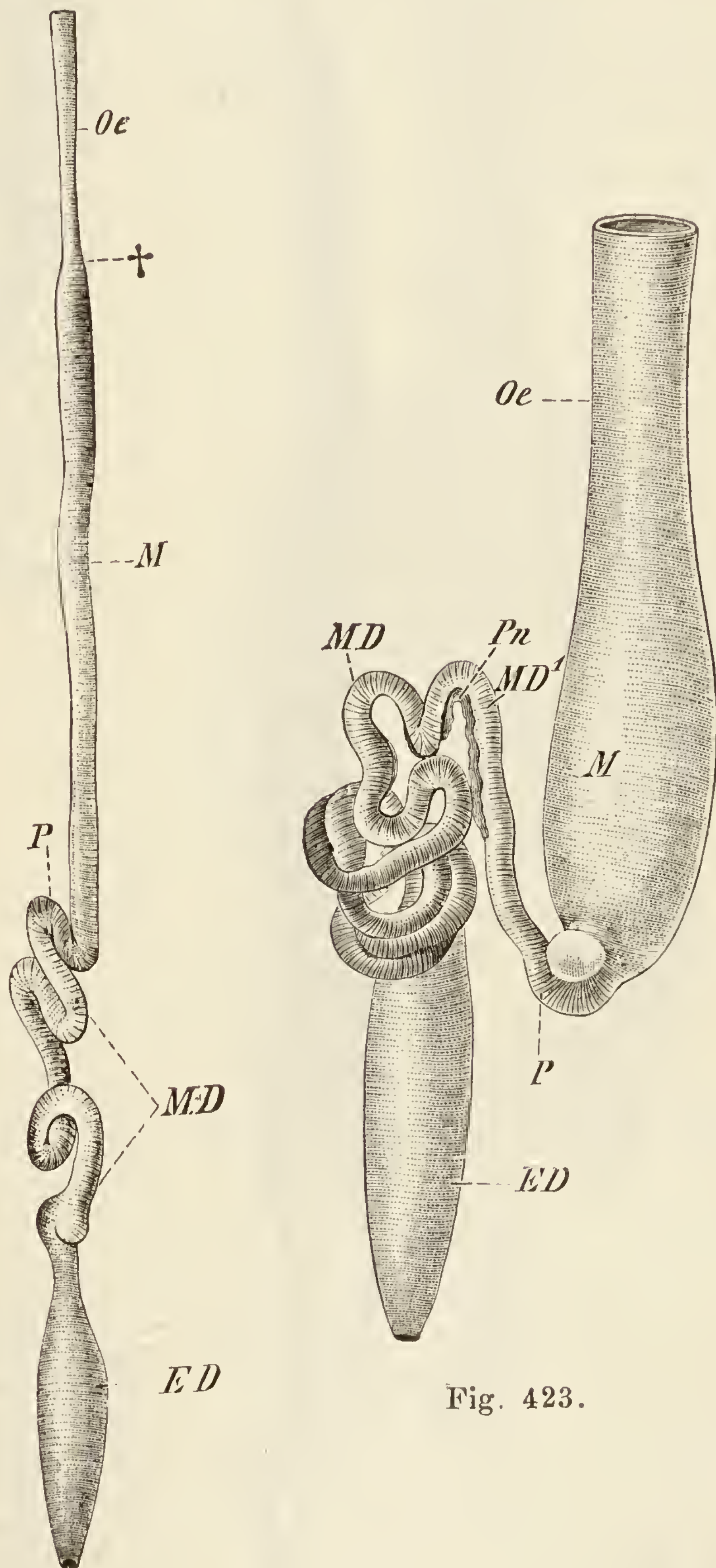


Fig. 422. Fig. 423.

Fig. 422. Tractus intestinalis von Siren lacertina. *Oe* Oesophagus, der sich durch eine Furche † vom Magen *M* absetzt, *P* Gegend des Pylorus, *MD* Mitteldarm, *ED* Enddarm.

Fig. 423. Tractus intestinalis von Menopoma. *Oe* Oesophagus, *M* Magen, *P* Gegend des Pylorus, *MD*[1] kopfwärts gerichtete Schlinge des Mitteldarmes, *MD* der übrige Mitteldarm, *ED* Enddarm, *Pn* Pankreas.

c) REPTILIEN.

Die Reptilien weichen bezüglich des Mitteldarmes von den Amphibien principiell nicht ab, denn auch hier richtet sich die Zahl und Form der Schlingen im Wesentlichen nach der Configuration der Leibeshöhle. Ist diese lang gestreckt und enge, so begegnen wir auch hier einem mehr geraden oder leicht welligen Verlauf. Dies gilt z. B. für die Amphisbaenen (Fig. 424) und Ophidier. Dabei kann der ganze Darm von einem goldgelben, gelappten Fettkörper bedeckt sein.

Saurier besitzen eine gewisse Anzahl von eng zusammengeschobenen Darmschlingen und dies gilt auch für Anguis, doch liegen sie hier weiter auseinander, bei beiden aber findet sich eine starke, weit einspringende Pylorusklappe.

Viel zahlreichere Schlingenbildungen finden sich in dem sehr langen Mitteldarm der Schildkröten, wo sie z.B.

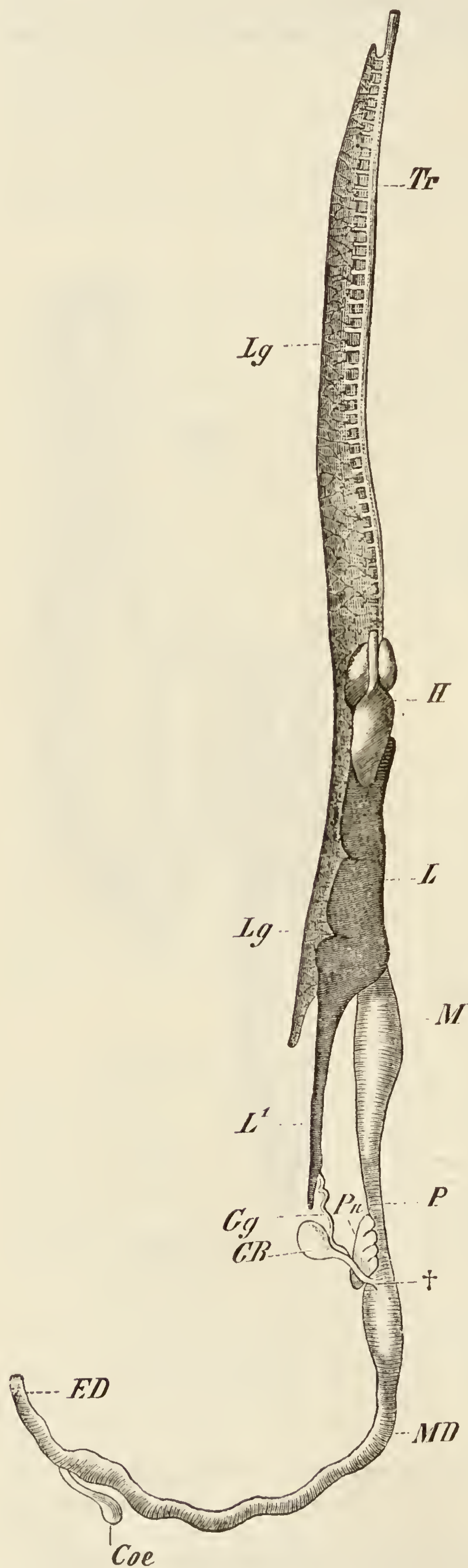


Fig. 424.

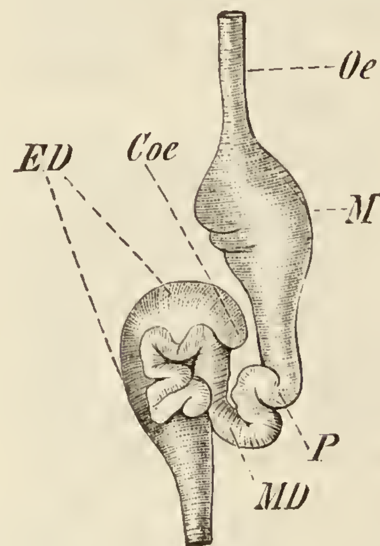


Fig. 425.

Fig. 424. Situs viscerum von Amphisbaena fuliginosa. *M* Magen, *P* Stelle des Pylorus, *MD* und *ED* Mitteldarm und Enddarm, des Platzmangels wegen absichtlich von der Längsaxe nach links umgebogen, *Coe* Coecum, *L* Leber, die sich nach hinten bei L^1 in einen schmalen Fortsatz verlängert, aus welchem der Gallengang *Gg* hervortritt, *GB* Gallenblase, † Einmündung des Ductus choledochus in den Darm, *Pn* Pankreas, *H* Herz, *Tr* Trachea, *Lg Lg* Lunge.

Fig. 425. Isolirter Tractus intestinalis eines kleinen Exemplars von Lacerta agilis. *Oe* Oesophagus, *M* Magen, *P* Pylorusgegend, *MD* Mitteldarm, *ED* Enddarm mit Andeutung eines Coecums bei *Coe*.

bei den Emydeen ihre Entwicklung vorzugsweise in der Queraxe des Körpers nehmen.

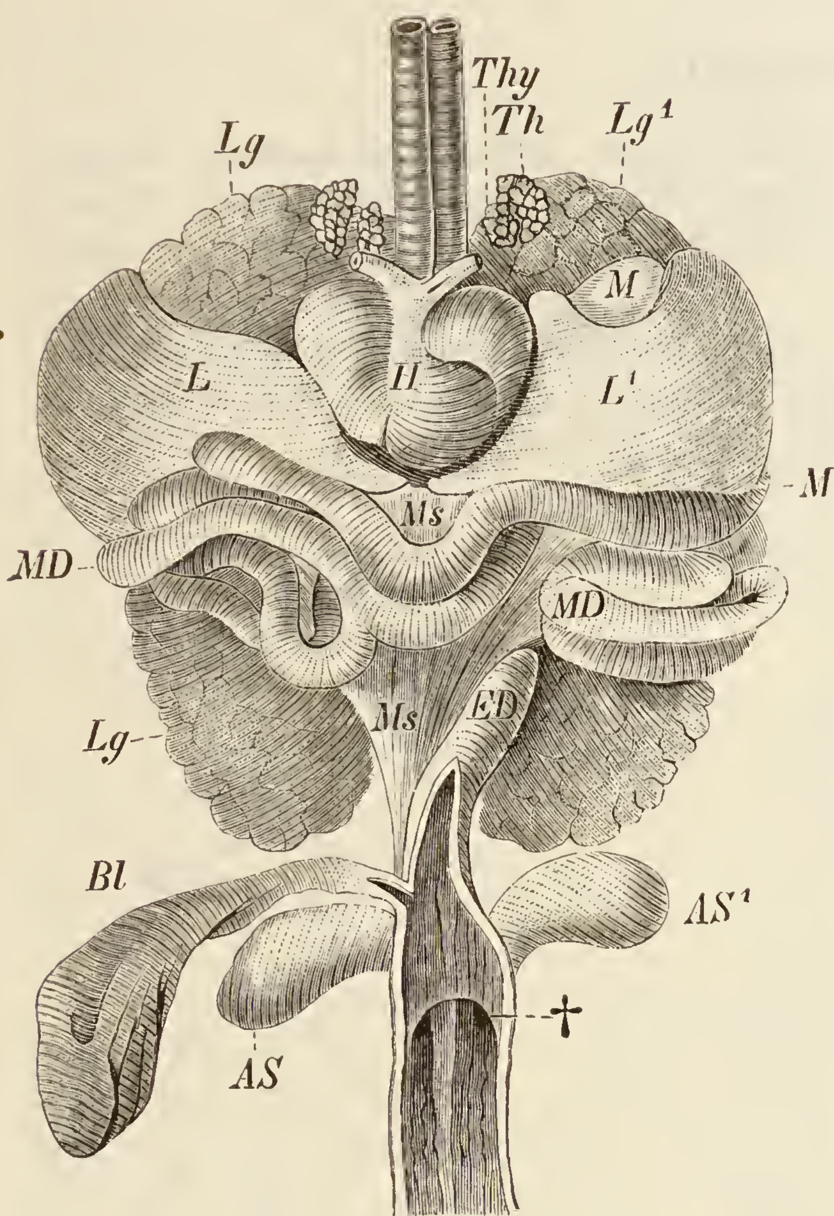


Fig. 426.

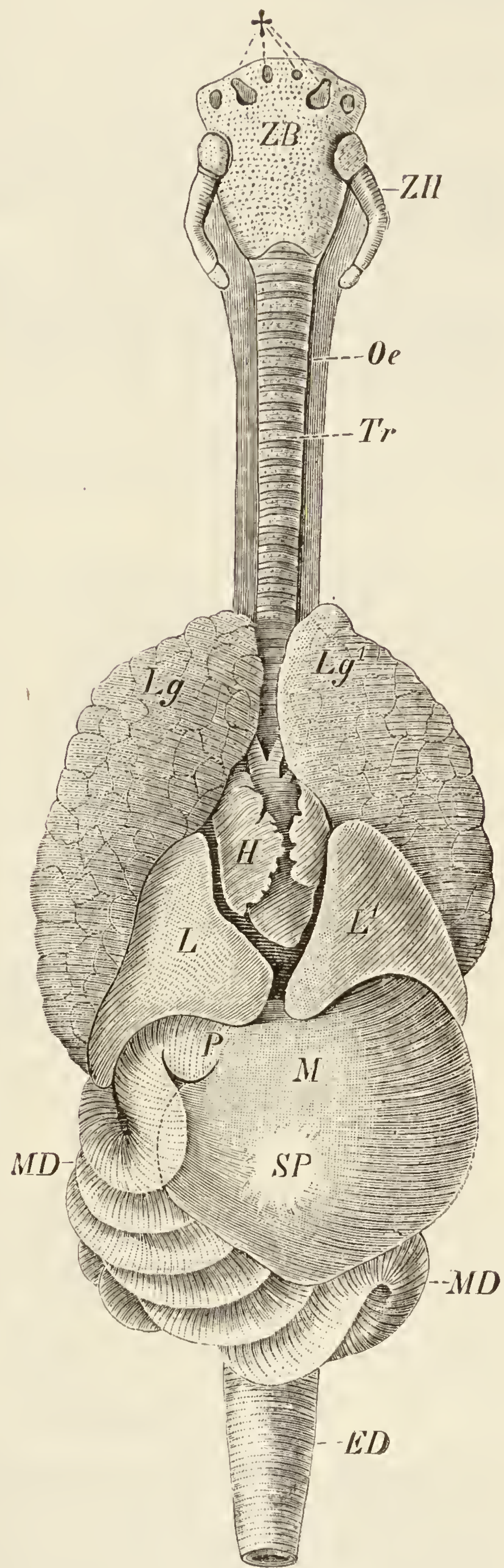


Fig 427.

Fig. 426. Gesammter Situs von Emys europaea.

Th und *Thy* Glandula thyreoidea und Thymus, neben welchen der Oesophagus und die Trachea herabziehen (in der Figur nicht bezeichnet), *Lg*, *Lg*¹ Lungen, *H* Herz, *L L*¹, die Leber, *M*, *M* der Magen, welcher sowohl oben als unten den linken Leberlappen überragt, *MD*, *MD* Mitteldarm, an dem Mesenterium *Ms* suspendirt, *ED* Enddarm ventralwärts aufgeschnitten, *Bl* Harnblase collabirt, † Eingang in die Analsäcke *AS*, *AS*.

Fig. 427. Situs viscerum von Alligator. *Oe* Oesophagus, *M* Magen, *SP* Sehnenplatte desselben, *P* Pylorusgegend, *MD*, *MD* Mitteldarm, *ED* Enddarm, *L*, *L*¹ Rechter und linker Leberlappen, welche dorsal vom Herz miteinander verbunden sind, *H* Herz (Auricula cordis), *Lg*, *Lg*¹ Rechte und linke Lunge, mässig aufgeblasen, *Tr* Trachea, *ZB* Zungenbeinkörper bei † perforirt, *ZH* Zungenbeinhörner.

Bei Crocodiliern, wo wir schon in der Configuration des Magens eine allmälige Anbahnung der Verhältnisse der Vögel constatiren konnten, treffen wir auch bezüglich des Mitteldarmes eine gewisse Verwandtschaft mit demjenigen der Vögel (Fig. 427, *MD*). Hier wie dort begegnen wir einer grossen Zahl von Darmschlingen, die

ausserordentlich enge, auf einen förmlichen Klumpen zusammengeschoben und zum grössten Theil rechts und dorsalwärts vom Magen gelegen sind.

d) VÖGEL.

Das gewöhnlich durch ein weites Lumen sich auszeichnende Duodenum, welches die erste Darmschlinge bildet, umschliesst mit seinem auf- und absteigenden Aste stets das Pankreas und ragt bis gegen den After nach rückwärts.

Der Mitteldarm, der mehr oder weniger zahlreiche Schlingen [1]) erzeugt, ist stets von beträchtlicher Länge [2]) und reicht bis zu der Einmündungsstelle der Blinddärme (Fig. 428).

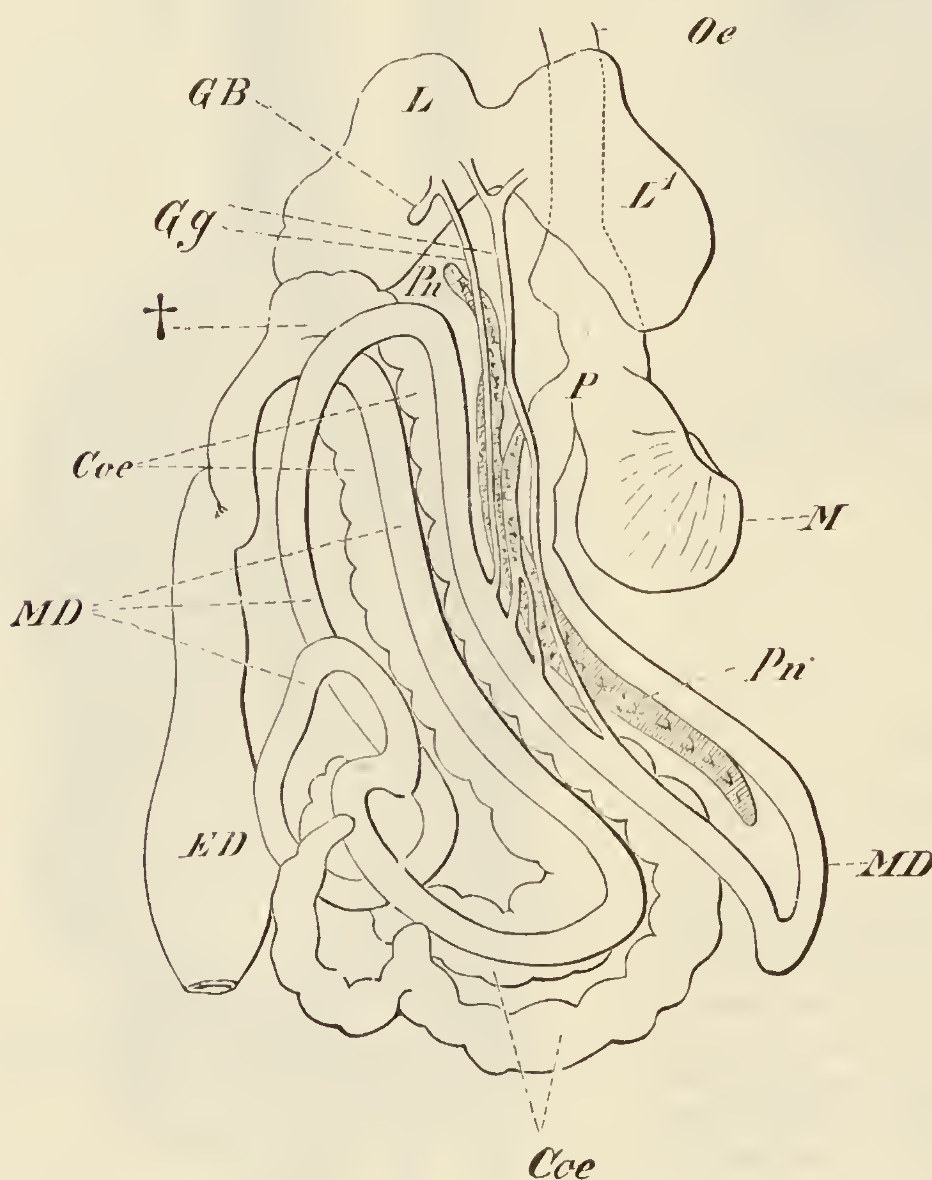


Fig. 428.

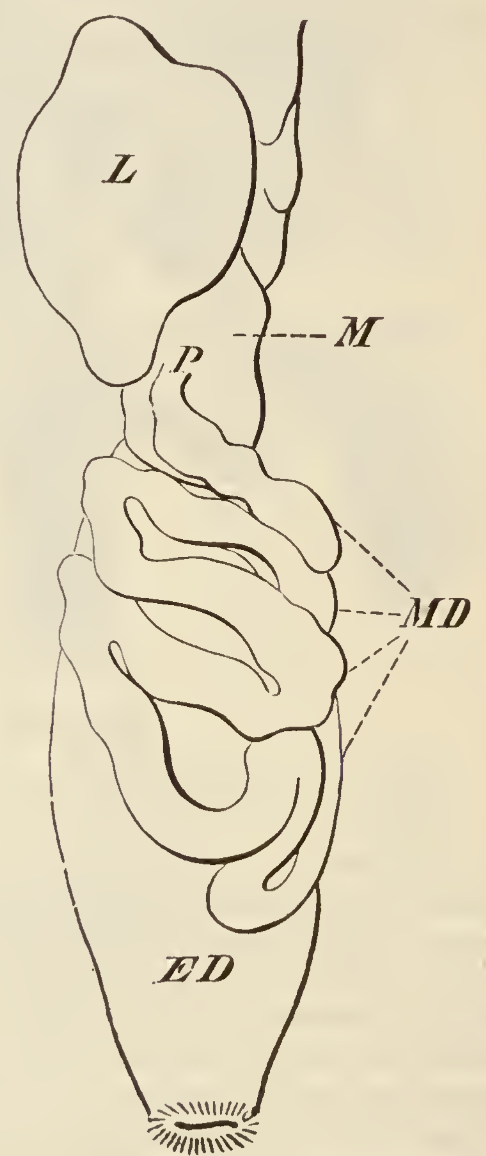


Fig. 429.

Fig. 428. Baucheingeweide von Rhea americana. Fig. 429. Dieselben von Casuar indicus, nach Gadow.

Oe Oesophagus, *M* Magen, *P* Pylorusgegend, *MD* Mitteldarm, *ED* Enddarm, *Coe*, *Coe* Coeca, *L*, *L*[1] Leber, *GB* Gallenblase, *Gg* Gallenausführungsgänge, *Pn* Pankreas, † Einmündungsstelle der Blinddärme am Ende des Mitteldarmes.

1) Als Hauptursachen der Darmschlingenbildung stellt Gadow folgende 6 Sätze auf: 1) Fixirung durch die Nabelgefässe. 2) Biegung durch die entstehende Pankreasdrüse. Gültig nur für das Duodenum. 3) Widerstand von Seiten der Körperwände. 4) Gegenseitiger Widerstand der Schlingen. 5) Lageveränderung durch besondere Grösse oder Kleinheit benachbarter Organe. 6) Ungleiches Wachsthum der beiden Aeste geschlossener Schlinge.

2) Die Darmlänge bewegt sich in den weitesten Grenzen und dies gilt sogar für Vögel einer und derselben Ordnung, wie z. B. für die Ratiten. So besitzt Struthio unter allen Vögeln absolut und relativ die grösste Darmlänge; sie übertrifft die eigentliche

Ungefähr in der Mitte seines Verlaufes befindet sich ein kleines blinddarmartiges Gebilde, der Rest des Ductus vitello-intestinalis s. Diverticulum coecum vitelli. Während es bei den Schwimm- und Sumpfvögeln zeitlebens persistirt, schwindet es sehr frühe bei Raubvögeln, Papageien und Singvögeln. Bei Ratiten erhält sich sehr lange oder auch zeitlebens ein Rest des Dotters selbst in degenerirter Form (Gadow).

Die verschiedenen Typen der Darmlagerung lassen sich nach Gadow als systematische Hilfsmittel benützen, doch kann hier darauf nicht näher eingegangen werden.

Der Darm variirt in der relativen Weite und Länge mehr bei den domesticirten, ja fast gar nicht bei den wilden Vögeln einer und derselben Art. Die Entwicklung desselben hält mit derjenigen des gesammten Organismus nicht gleichen Schritt, sondern übertrifft früher oder später durch seine relative Länge diejenige der Erwachsenen eine Zeit lang. Der Darm eilt also in seinem Wachsthum demjenigen des Körpers voraus (Gadow).

Bei Nestflüchtern, wo der Eidotter beim Auskriechen aus dem Ei noch lange nicht verbraucht ist, sondern wo er in Form einer grossen Blase den Unterleib z. Th. erfüllt, erreicht der Darm die der erwachsenen Species zukommende Länge erst sehr spät, d. h. er nimmt bis zum Ende des Wachsthumes des jungen Vogels stetig zu.

Ganz anders bei Nesthockern (namentlich bei Passerinen), wo die Dottermasse um die Zeit des Auskriechens beinahe oder ganz aufgebraucht ist. Hier erreicht der Darm seine ihm überhaupt zukommende, absolute Länge schon lange Zeit vor dem Flüggewerden des Jungen; das Darmwachsthum steht dann also still. Aehnlich verhält es sich bei Buteo vulgaris. Somit eilt der Darm in seinem Wachsthum dem Körper um so mehr voraus, in je unvollkommenerem Zustand der betreffende Vogel das Ei verlässt (Gadow).

e) SÄUGER.

Hier zeigt sich die Abhängigkeit der Darmlänge von der Nahrungsart aufs Deutlichste ausgesprochen und zwar kommt den Herbivoren im Allgemeinen ein längerer Darm zu als den Carnivoren. Ferner können relative Längenunterschiede zwischen dem foetalen und dem ausgewachsenen Darm existiren, wie z. B. beim Menschen, welcher in embryonaler Zeit einen relativ längeren Darm besitzt.

Stets ist der Mitteldarm, dessen Anfangsstück blasig erweitert sein kann, und das als Zwölffingerdarm oder Duodenum bezeichnet wird, durch eine deutliche, ringförmige Pylorusklappe, welche nur den Cetaceen und Edentaten zu fehlen scheint, vom Magen abgegrenzt. Eine zweite Klappe (Valvula Bauhini s. ileo-colica) liegt am hinteren Ende des Mitteldarmes.

In der Regel ist der Mitteldarm in zahlreiche Schlingen und Windungen gelegt und von gleichmässig cylindrischem Bau.

Rumpflänge um das Zwanzigfache und dürfte bei ausgewachsenen Thieren 2000 Centimeter erreichen. Bei Rhea (Fig. 428) übertrifft sie die Rumpflänge sieben- bis achtmal und bei Casuarius (Fig. 429) sogar nur drei und ein halbmal.

4) Enddarm.

a) FISCHE, DIPNOËR UND AMPHIBIEN.

Bei Amphioxus und den Cyclostomen ist der Enddarm vom Mitteldarm nicht besonders abgegrenzt, sondern liegt einfach in der Rückwärtsverlängerung des Mitteldarmes.

Bei dem erstgenannten Fische mündet er asymmetrisch auf der linken Seite des Körpers im Anus aus und dieser besitzt einen aus radiären und circulären Fasern gebildeten Schliessmuskel.

Auch bei den Dipnoërn und den Selachiern setzt sich äusserlich kein Enddarm ab, sondern dieser bildet nur die, hinter der Spiralklappe liegende, kegelförmig sich verjüngende, kurze Fortsetzung des Mitteldarmes, welche in die ventrale Wand der Cloake einmündet (Fig. 430, *ED, ED*[1]). Letztere bildet, den Sinus urogenitalis einschliessend, eine dorsale und zugleich gegen den Kopf gerichtete

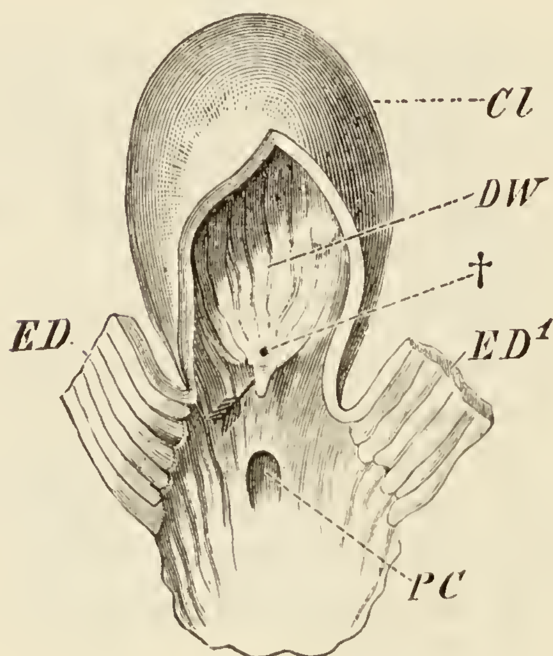


Fig. 430. Cloake und Sinus urogenitalis von Protopterus, ventralwärts aufgeschnitten.

Cl der kopfwärts schauende Blindsack des Sinus urogenitalis. *DW* Dorsale Wand desselben, † Unpaare, auf einer Papille liegende Mündung der Geschlechtsgänge. Unter der Papille, durch einen eingeschobenen Pfeil angedeutet, befindet sich die Mündung der Ureteren, *PC* Porus abdominalis, *ED*, *ED*[1] der in der Cloake einmündende Enddarm, aufgeschnitten und auseinandergelegt.

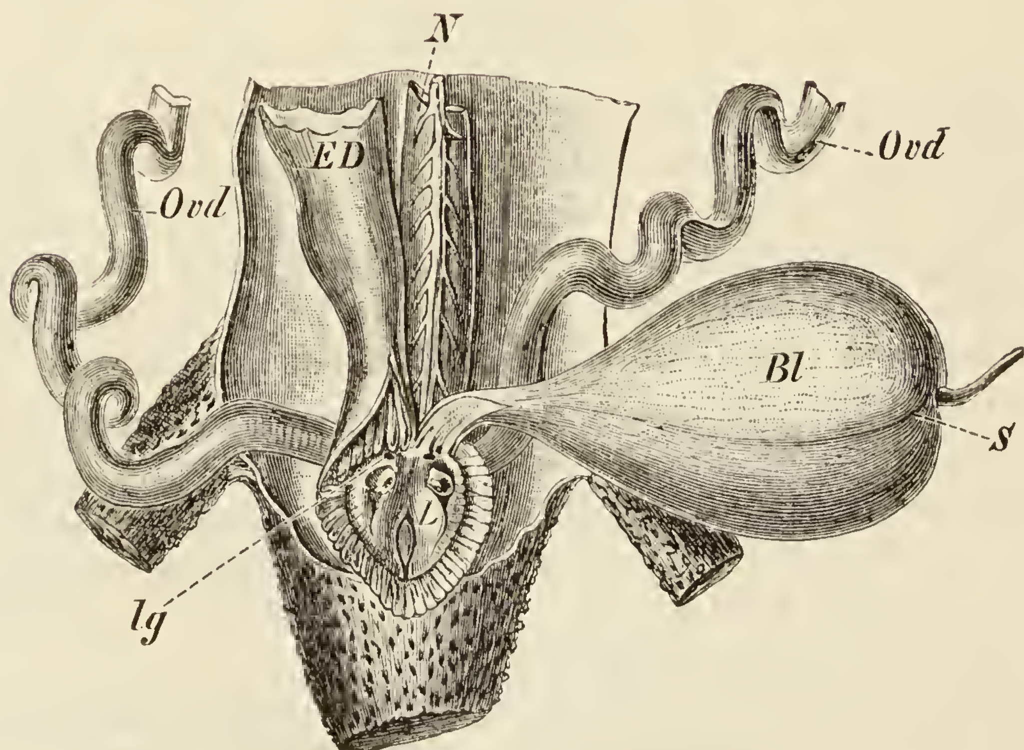


Fig. 431. Cloake einer weiblichen Salmandrina perspic. aufgeschnitten. *ED* und *Bl* Enddarm und Harnblase, beide an ihrer Einmündungsstelle in die Cloake aufgeschnitten, *S* Blasenfurche, *N* Nieren, *lg* Ausmündung der Leydig'schen Gänge (Ureteren), *Ovd*, *Ovd* Oviducte, welche auf zwei Papillen münden. Links von der Schleimhautfalte *L* die Genitalpapille.

beutelartige Ausstülpung *(Cl)* der Darmwand, in welche die Urogenitalöffnungen, sowie auch (bei Dipnoërn) der später zu besprechende Porus abdominalis *(PC)* einmünden. Ihre Oeffnung nach aussen liegt bei Protopterus asymmetrisch, bald rechts, bald links von der ventralen Mittellinie.

Bei allen Fischen, ohne Ausnahme, liegt die Mündung des Mastdarmes stets **vor** der Mündung der Urogenitalorgane. Schon bei den Dipnoërn aber ändert sich dieses.

Kurz vor der Ausmündung liegt am Enddarm der Selachier eine schlanke, blinddarmähnliche, kürzere oder längere Drüse, die sogenannte fingerförmige Drüse der Autoren (Glandula superanalis).

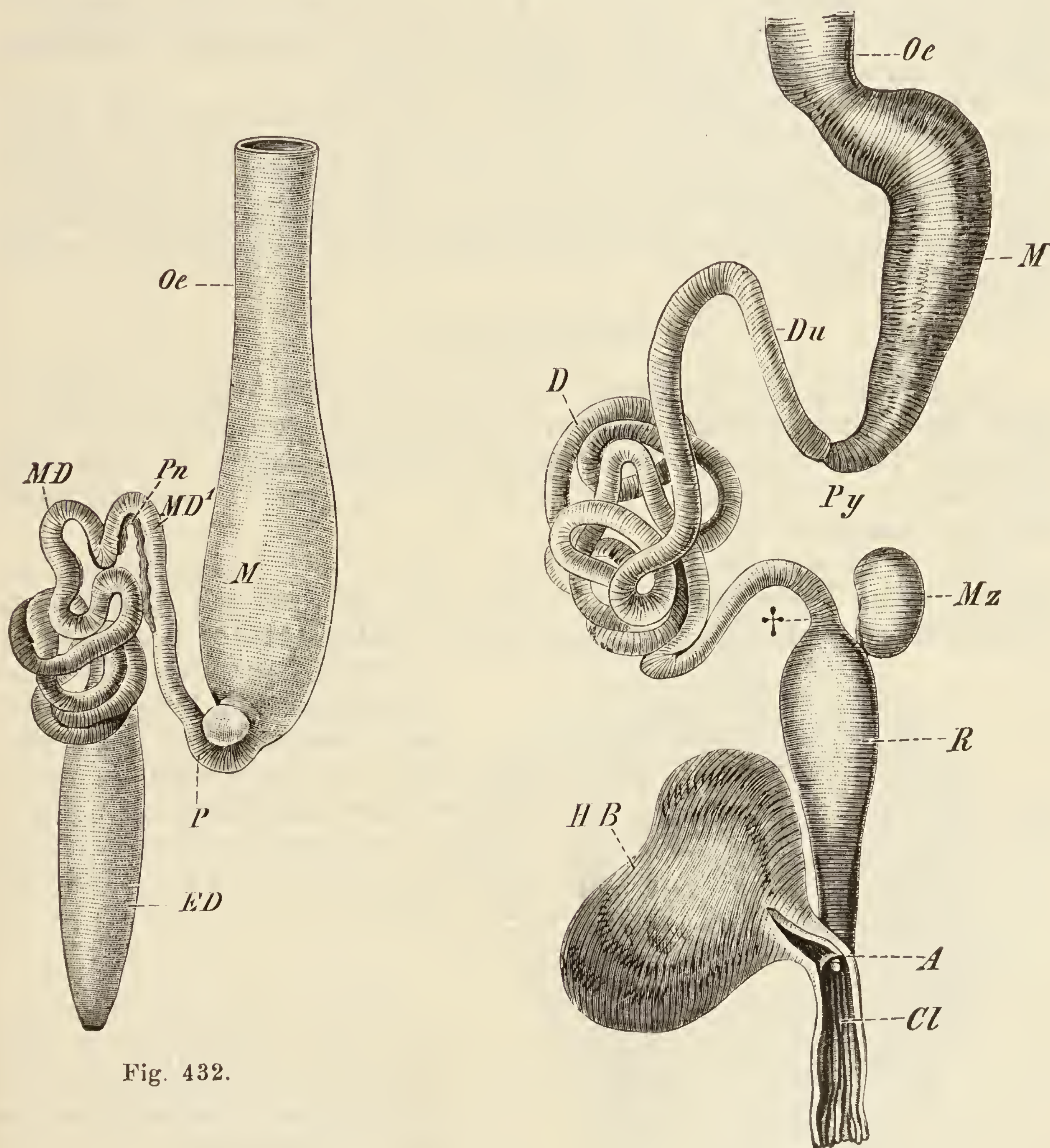


Fig. 432.

Fig. 433.

Fig. 432. Tractus intestinalis von Siren lacertina. *Oe* Oesophagus, der sich durch eine Furche † vom Magen *M* absetzt, *P* Gegend des Pylorus, *MD* Mitteldarm, *ED* Enddarm.

Fig. 433. Tractus intestinalis von Rana esculenta. *Oe* Oesophagus, *M* Magen, *Py* Pylorusgegend, *Du* Anfang des Mitteldarmes (Duodenum), *D* Mitteldarm, † Grenze desselben (Klappe) gegen den Enddarm (*R*), *A* Mündung des letzteren in die Cloake *Cl*, *HB* Harnblase, *Mz* Milz.

Sie entwickelt sich von der linken Seite des Darmrohres aus und besitzt ein cubisches Epithel.

Bei allen Ganoiden, seltener bei Teleostiern, setzt sich der meistens nur kurze, aber mehr oder weniger erweiterte Enddarm deutlich vom Mitteldarm ab. Dasselbe gilt für die Amphibien, wo die blasenförmige Erweiterung des Enddarmes[1]) einen ganz excessiven Grad erreichen kann, so dass sie z. B. bei Urodelen nicht selten den Magen an Volumen übertrifft[2]). Dabei ist die Wand sehr dünn, zart und erzeugt am hinteren Mastdarmende eine ebenso zarte, blasenförmige Ausstülpung ihrer ventralen Wand, die als Harnblase fungirt. Sie steht durch einen schlanken Hals mit dem Darmlumen in Communication und besitzt entweder eine glatte, sammtartig-villöse oder auch netzförmige Schleimhaut. Bei den Amnioten, wo sie sich ebenso anlegt, wächst sie später weiter aus und wird zur sogenannten **Allantois**, worüber ich später Genaueres mittheilen werde.

Während der Enddarm bei Siren, Menobranchus, den Salamandrinen und Anuren in der Regel nur sehr kurz ist, erreicht er bei Amphiuma und Menopoma, sowie bei den Gymnophionen eine viel beträchtlichere Länge; stets aber läuft er in der Längsachse des Körpers ganz gerade nach hinten und rechtfertigt so seinen Namen Rectum.

b) REPTILIEN.

Auch hier ist der Enddarm meistens durch seine Weite vom Mitteldarm abgesetzt und häufig (immer?) findet sich ausserdem noch eine Valvula ileo-colica. Seine gerade Richtung behält er auch hier, wenn auch nicht überall[3]), bei, zeichnet sich aber hie und da durch grösseres Volumen aus.

Ein, wenn auch erst in schwachen Spuren sich kundgebender, bedeutungsvoller Fortschritt liegt in dem bei den meisten Reptilien zu beobachtenden Auftreten eines eigentlichen **Blinddarmes (Coecum)**[4]). Er stellt eine asymmetrische Aussackung des Anfangstheiles vom Enddarm vor (Fig. 434, 435, *Coe*) und ist bei Lacerta weniger ausgeprägt, als bei Ascalaboten und bei gewissen Brevilinguia, z. B. bei Seps.

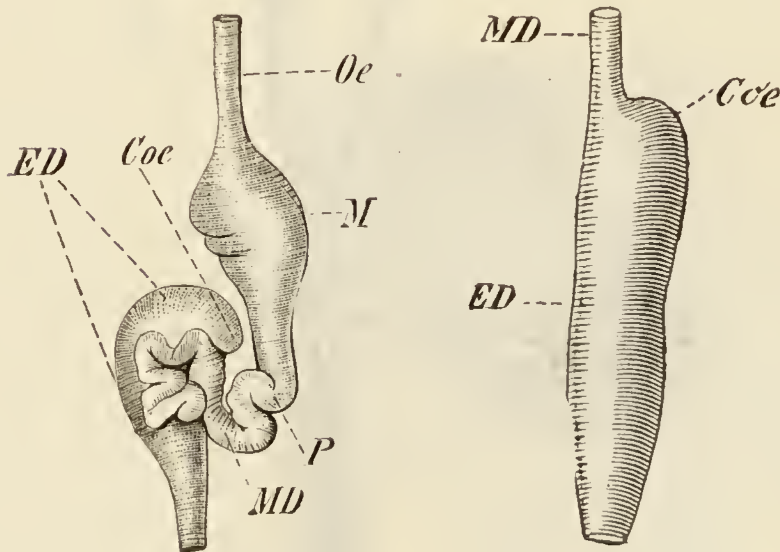


Fig. 434. Fig. 435.

Fig. 434. Tractus intestinalis von Lacerta. Fig. 435. Enddarm von Alligator. *ED* Enddarm, *Coe* Andeutung eines Coecums, *MD* Mitteldarm, *P* Pylorusgegend, *M* Magen, *Oe* Oesophagus.

1) Bei Proteus ist sie kaum angedeutet.

2) Bei Siren lacertina übertrifft sie ihn reichlich zweimal an Volumen.

3) Bei Lacerta z. B. wo er, wie bei Anguis, durch einen Sphincter von der Cloake abgeschlossen wird (Leydig), beschreibt er eine nach rechts gerichtete, weit offene Krümmung, nähert sich aber dann in seinem weiteren Verlauf wieder der Mittellinie, in der er nach hinten zieht.

4) Nach Howes besitzt auch schon der Frosch die Andeutung eines Coecums.

Ob der schlanke, birnförmige Blinddarm von Amphisbaena, welcher formell der fingerförmigen Drüse der Selachier gleicht, und der sich als Ausstülpung aus der dorsalen Mastdarmwand entwickelt, mit dem Blindsack der übrigen Reptilien parallelisirt werden darf, oder ob er eine Bildung eigener Art darstellt, müssen weitere Untersuchungen lehren.

Die Cloake der Reptilien — namentlich bei Lacertiliern tritt dies deutlich hervor — ist nicht einfach das erweiterte Ende des Nahrungsrohres, sondern zeigt eine gewisse Selbständigkeit, insofern sie sich nach hinten und oben austieft, um die Papillae urogenitales aufzunehmen (Leydig). Dasselbe gilt auch, wie oben gezeigt wurde, von der Cloake der Dipnoër.

Ganz isolirt in der Reihe der Reptilien stehen die sogenannten Bursae anales der Schildkröten, die sich namentlich bei Emydeen sehr entwickelt zeigen. Sie repräsentiren paarige, symmetrische, blinddarmartige Ausstülpungen der Cloakenwand und sind in funktioneller Beziehung noch sehr dunkel. Jedenfalls werden diese Blasen, welche eine sehr starke, zweischichtige Muskelwand besitzen, einer sehr bedeutenden Contraction fähig sein. Sie münden mit weiter Oeffnung (Fig. 436) in die Cloake ein und können die Harnblase an Grösse übertreffen. Mit Ausnahme von Trionyx scheinen sie beiden Geschlechtern zuzukommen. Ihre Aussenfläche ist vom Peritoneum und ihre Schleimhautfläche von einem hohen, mehrschichtigen Cylinder-Epithelium bekleidet (C. K. Hoffmann).

Die Harnblase der Reptilien, unter welchen sie übrigens nur den Lacertiliern und Cheloniern zukommt, zeigt dieselben mor-

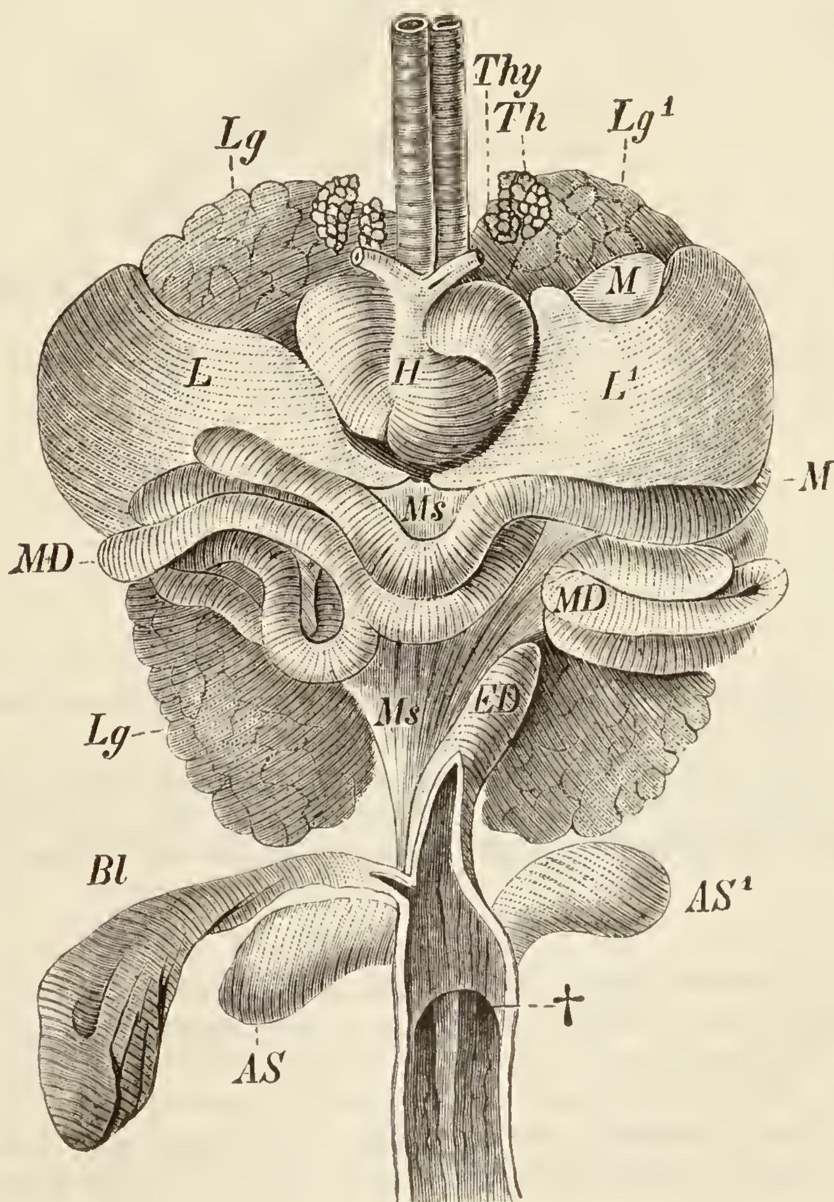


Fig. 436. Gesammter Situs von Emys europaea.

Th und *Thy* Glandula thyreoidea und Thymus, neben welchen der Oesophagus und die Trachea herabziehen (in der Figur nicht bezeichnet), *Lg*, *Lg*¹ Lungen, *H* Herz, *L*, *L*¹ die Leber, *M*, *M* der Magen, welcher sowohl oben als unten den linken Leberlappen überragt, *MD*, *MD* Mitteldarm, an dem Mesenterium *Ms* suspendirt, *ED* Enddarm ventralwärts aufgeschnitten, *Bl* Harnblase collabirt, † Eingang in die Analsäcke *AS*, *AS*.

phologischen und topographischen Beziehungen zum Mastdarmende, wie diejenige der Amphibien.

c) VÖGEL.

Auch hier steigt der Enddarm ganz gerade, rechts von der Medianlinie, zur Cloake herab (Fig. 437, 438, *ED*) und besitzt, abgesehen von Struthio[1]), der sich durch einen 7—8 Meter langen und sehr engen Enddarm auszeichnet, keine sehr grosse Ausdehnung (Gadow); wodurch er sich aber scharf charakterisirt, das sind die aus seinem Anfangsstück sich entwickelnden Blinddärme (Fig. 437, *Coe, Coe*), welche eine enorme, die Länge des Hauptdarmes sogar übertreffende Ausdehnung erreichen können. So z. B. bei den Lamellirostres, Rasores und Ratiten[2]). Andrerseits finden sich alle möglichen Zwischenstufen bis zu ihrem völligen Verschwinden. Nur bei Reihern

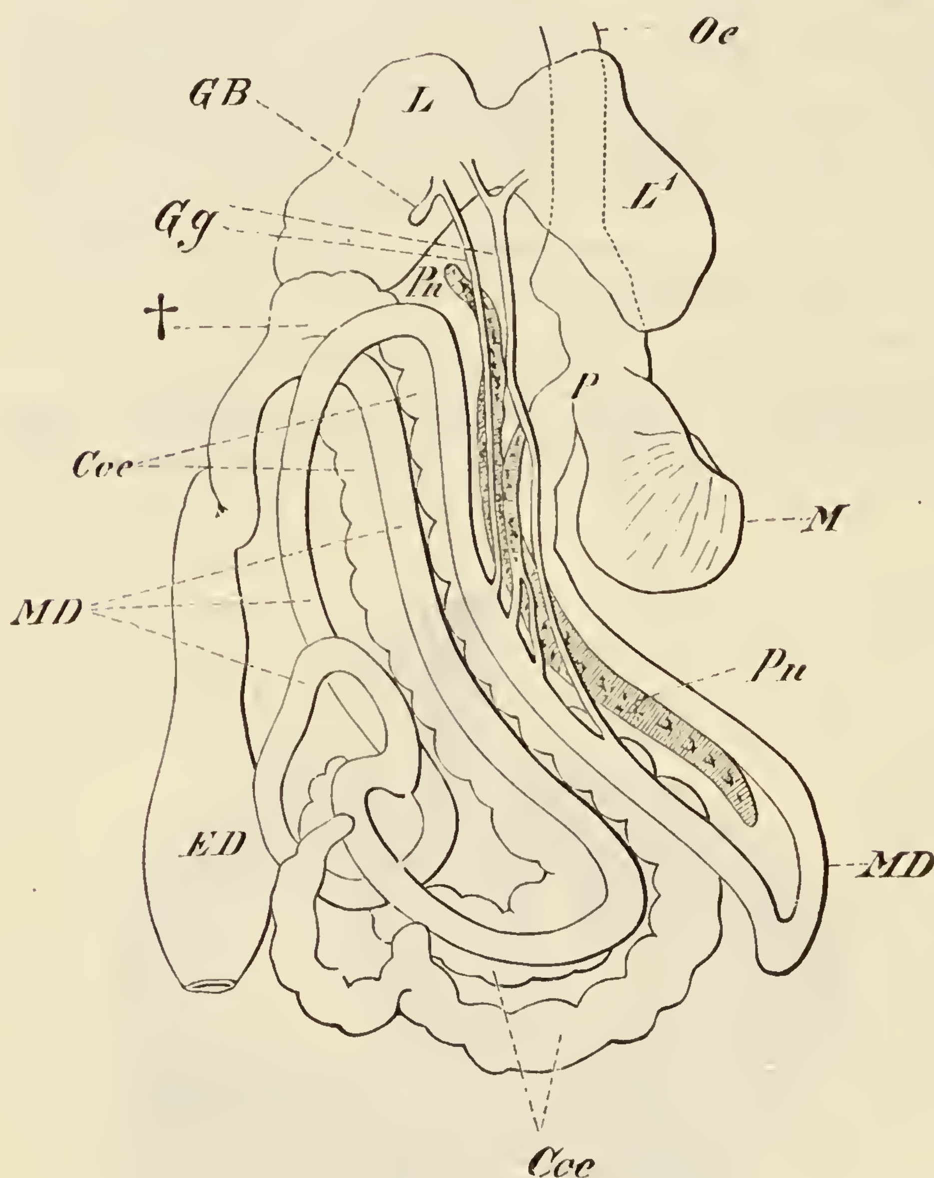


Fig. 437.

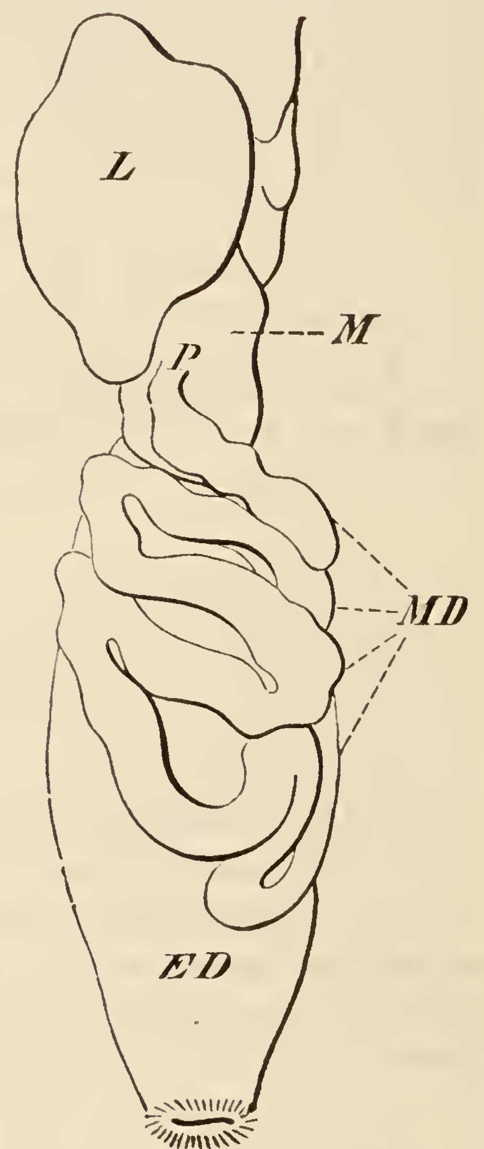


Fig. 438.

Fig. 437. Baucheingeweide von Rhea americana. Fig. 438. Dieselben von Casuar indicus, nach Gadow.

Oe Oesophagus, *M* Magen, *P* Pylorusgegend, *MD* Mitteldarm, *ED* Enddarm, *Coe, Coe* Coeca, *L*, *L*¹ Leber, *GB* Gallenblase, *Gg* Gallenausführungsgänge, *Pn* Pankreas, † Einmündungsstelle der Blinddärme am Ende des Mitteldarmes.

---

1) Im Gegensatz zu Struthio besitzt Casuarius einen nur kurzen, aber sehr weiten Enddarm und ähnlich scheint er sich bei Dromaeus zu verhalten.

2) Bei Rhea americana sind die Coeca so monströs entwickelt, dass ihr Lumen dem des Hauptdarmes gleichkommt, jedes Coecum ist 1 Meter lang und endet allmälig, schmäler werdend, wurmförmig. Die Coeca von Casuarius und Emu sind nur etwa 15 Centim. lang und münden mit äusserst feiner Röhre in den Darm.

sind sie unpaar und bei Struthio fliessen beide, kurz vor ihrer Einmündung in den Darm, zu einem gemeinsamen Stück zusammen und zugleich besitzen sie in ihrem Innern eine 18—23 Windungen bildende, beiderseits links gewundene Spiralfalte. Bei allen übrigen Vögeln sind sie paarig und münden mit zwei getrennten Oeffnungen in den Anfang des Enddarmes.

Bei starker Ausbildung stehen sie jedenfalls in wichtiger Beziehung zur Verdauung, indem sie eine Oberflächenvergrösserung der Mucosa darstellen. Gadow, dem wir die genauesten Untersuchungen über den Vogeldarm verdanken, knüpft an seine Schilderung der Coeca folgende Bemerkungen. Die Coeca stehen immer in direktem Zusammenhang mit der Ausbildung des Enddarmes, d. h. sie stehen in gerader Proportion zu dessen Längenentwicklung und sind wie dieser von der Art der Nahrung beeinflusst. Es kommen jedoch Ausnahmen von dieser Regel vor. Grosse Länge des Darmes und rudimentäre Blinddärme sind stets mit geringem Durchmesser combinirt, Kürze des Darmes dagegen mit rudimentären Blinddärmen und Weite des Darmes. Der erstere Fall betrifft die Steganopodes, Erodii und Pelargi, übrigens kommt auch den nur von Vegetabilien lebenden Tauben und Papageien ein sehr langer und enger Darm zu. Der zweite Fall betrifft namentlich die Insekten- und Fruchtfresser (Pici, Passerinae, Coccygomorphae etc.).

Länge und Weite des Darmes geht Hand in Hand mit grossen Coeca; so treffen wir die grösstmögliche Entfaltung von Darmschleimhaut bei den ächten Vegetabilienfressern, den Lamellirostres, Rasores und Ratiten.

Beim Vorhandensein von starken Blinddärmen ist eine Valvula ileocolica vorhanden, um den Rücktritt des Darminhaltes in den Hauptdarm zu verhindern, das Eintreten in die Blinddärme dagegen zu ermöglichen.

Die Cloake ist sehr gross bei Raubvögeln und Ratiten, klein bei Hühnern und vielen Schwimmvögeln. In der hinteren, oberen Wand münden die Geschlechts- und Harnorgane. Eine Harnblase existirt nur embryonal und wird später von der Cloake vertreten.

Den Vögeln eigenthümlich ist die sogenannte **Bursa Fabricii**, welche den Embryonen aller Arten und zwar beiden Geschlechtern zukommt. Sie stellt ein kugeliges oder kolbenförmiges, d. h. unter Umständen mit einem kurzen Hals versehenes Organ dar, welches frei in der Beckenhöhle zwischen Wirbelsäule und dem hintersten Ende des Mastdarmes liegt. Es stösst nach hinten an den tiefsten Theil der Cloake, in die es unterhalb der Urogenitalöffnungen ausmündet[1]). Daraus geht hervor, dass es sich um ein Hohlorgan handeln muss, allein die im Innern befindliche Höhle bildet sich, wie Stieda dargethan hat, erst secundär und die ursprüngliche Anlage ist eine durchaus solide. Die Bursa Fabricii besteht aus Follikeln, die aber nicht als lymphoide, sondern als vom Hinterdarm abstammende epitheliale Gebilde aufzufassen und die in ein adenoides, reich vascularisirtes Stroma eingesenkt sind (Stieda). Sie bietet deshalb genetisch eine gewisse Uebereinstimmung mit der Thymus. Wie diese so geht auch die Bursa Fabricii im Lauf der ersten Lebensjahre durch allmälige Atrophie zu Grunde und zwar je nach verschiedenen Arten zu verschiedenen Zeiten und mit ungleicher Geschwindigkeit. Bei einigen Arten erhalten sich, wenngleich

1) Bei Ratiten schnürt sich das Organ vom Darmcanal überhaupt nicht ab, sondern bildet mit dem Endstück der Cloake einen durchaus einheitlichen Hohlraum (Forbes).

physiologisch unthätig, Reste das ganze Leben hindurch. Das Organ erreicht in der Regel keinen grossen Umfang; so schwankt seine Länge bei Hühnern, welche am Schlusse des vierten Monats stehen, zwischen 18—30 und ihre Dicke zwischen 12—18 Millimeter. Bei Enten ist es etwas länger und viel schlanker. Aussen findet sich eine Bindegewebshülle, innen eine mit geschichtetem Cylinderepithel ausgekleidete Schleimhaut, in deren Falten die mannigfach gestalteten Follikel liegen.

Die Bedeutung der Bursa Fabricii ist noch ganz dunkel, doch kann man bezüglich ihrer Phylogenese vielleicht an die Analtaschen der Schildkröten denken, oder handelt es sich um eine rudimentäre Drüse (?). Nach Mihalkovicz ist es eine Drüse, die er mit den Analdrüsen der Nager parallelisirt; ihr öliges Sekret soll der Cloake zum Schutz gegen den Harn dienen.

d) SÄUGER.

Hier erreicht der Enddarm eine ausserordentliche Länge und zugleich eine dem Mitteldarm gegenüber viel grössere Weite, so dass sich beide schon dadurch, sowie durch Haustrabildungen, welche der Enddarm erzeugen kann, stets deutlich von einander unterscheiden.

Von dem in mehr oder weniger Schlingen liegenden, beziehungsweise hufeisenartig angeordneten Enddarm oder Dickdarm entspricht nur der hinterste, mehr oder weniger gerade absteigende Abschnitt, das sogenannte Rectum, dem Enddarm der niederen Vertebraten. Der übrige, viel grössere Theil ist als eine in der Reihe der Säugethiere neu gemachte Erwerbung aufzufassen und wird als Colon bezeichnet. Kommt es, wie z. B. beim Menschen, zu einer hufeisenförmigen Anordnung desselben, so kann man einen aufsteigenden, einen queren und einen absteigenden Colonschenkel, oder ein Colon ascendens s. dextrum transversum und ein Colon descendens s. sinistrum unterscheiden (Fig. 365, *Ca, Ct, Cd, R*).

Auch in der Reihe der Säugethiere begegnet man am Beginn des Dickdarmes einem Coecum oder Blinddarm, der nach Form und Ausdehnung den allergrössten Schwankungen unterliegt und letztere sind wiederum auf die Art der Nahrung zurückzuführen (Fig. 439 **A**—**E**). So ist er bei Carnivoren (Fig. 439, **D**) sehr klein und einfach und kann wohl auch ganz fehlen und dies gilt auch für die Zahnwale, sowie für die Insectivoren und weitaus die meisten Chiropteren. Im Gegensatz dazu kann er bei Herbivoren (Fig. 439, **C**) eine Ausdehnung gewinnen, die die Körperlänge weit übertrifft, wie z. B. bei herbivoren Marsupialiern und bei vielen Nagern (Fig. 439, **A**, **B**), bei welch letzteren sich in ihm sogar eine Spiralklappe entwickeln kann. Bei Echidna ist er sehr gross und bei Edentaten kann er, wie bei Vögeln, sogar doppelt vorhanden sein.

Zwischen ihm und dem übrigen Enddarm ist ein gewisses compensatorisches Verhältniss nachzuweisen und auch die Einrichtung des Magens erscheint nicht ohne Einfluss auf den Umfang des Blinddarmes, indem er bei den mit einem einfachen Magen ausgestatteten Einhufern viel besser entfaltet ist, als bei Wiederkäuern (Gegenbaur).

Interessant ist, dass bei gewissen Säugern, wie z. B. bei vielen Nagern, bei manchen Affen, beim Menschen (Fig. 439, **E**) u. a., ein Theil des Blinddarmes eine mehr oder weniger starke Verkümmerung zeigt, so dass er als dünner wurmförmiger Appendix **(Processus vermifor-**

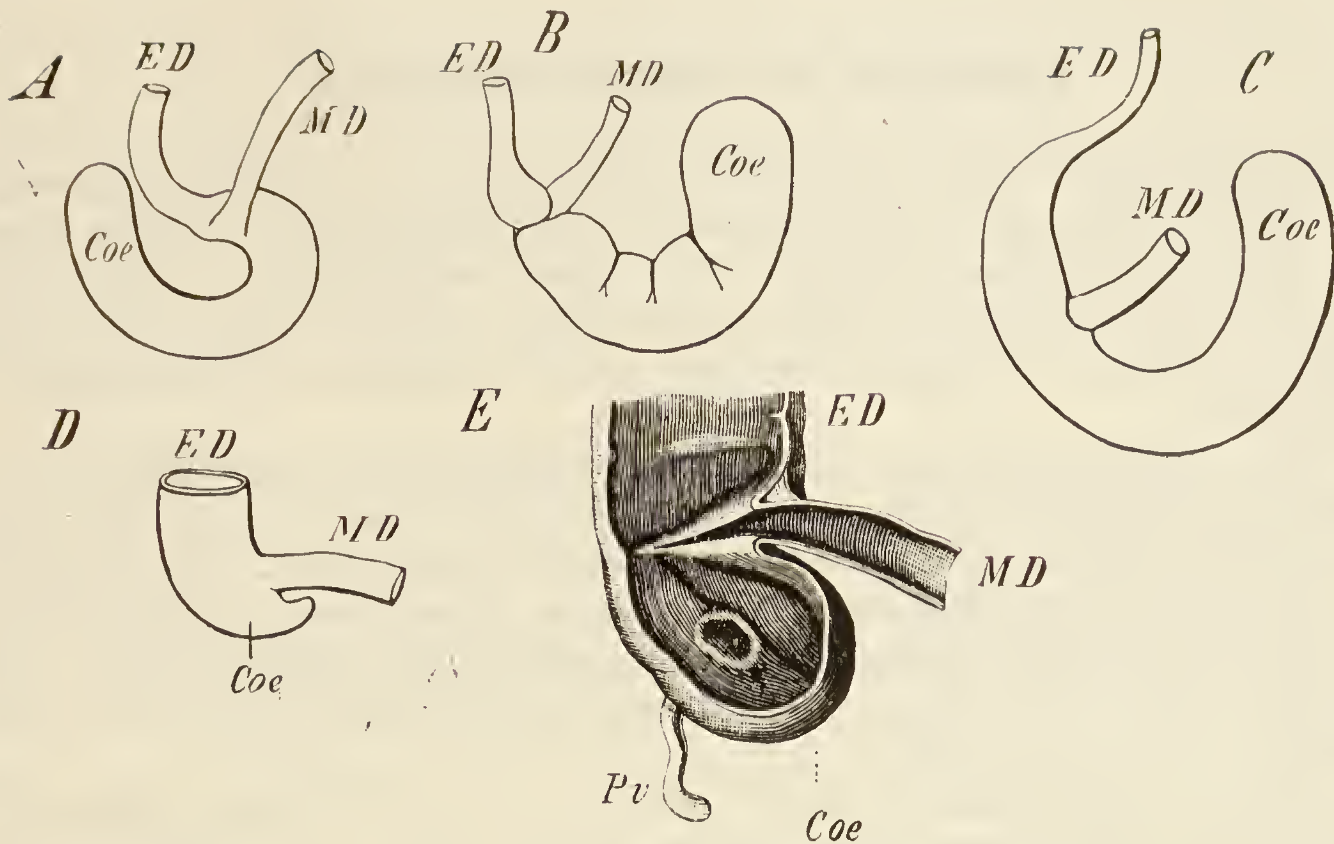


Fig. 439. Blinddärme verschiedener Säugethiere. *A* von Mus decumanus, *B* von Arctomys marmotta, *C* von Moschus javanicus, *D* von Felis domest., *E* vom Menschen, senkrecht durchschnitten, um die Valvula ileo-colica und den Eingang in den Processus vermiformis zu zeigen. *MD* Mitteldarm, *ED* Enddarm, *Coe* Coecum, *Pv* Processus vermiformis.

mis) dem übrigen gut entwickelten Abschnitt anhängt (Fig. 439, E, *R*). Es weist dies Verhalten auf eine Zeit zurück, in der der gesammte Blinddarm noch zu voller gleichmässiger Entwicklung kam, bis er schliesslich in Folge veränderter Nahrungsbedingungen einer regressiven Metamorphose anheim fiel. Dass diese Zeit für den Menschen nicht allzuferne liegt, beweist der Umstand, dass der gesammte Blinddarm des Foetus wie des Neugeborenen eine relativ grössere Länge besitzt, als der des Erwachsenen [1]). Wenn man dann weiter erwägt, dass nicht nur das Coecum, sondern der gesammte Darmkanal des Foetus eine relativ grössere Ausdehnung besitzt, so lässt sich aus den hieraus sich ergebenden Consequenzen schliessen, dass sich die Nahrungsbedingungen des Menschen im Laufe der Zeit dahin geändert haben müssen, dass die Pflanzenkost für ihn früher eine grössere Rolle gespielt haben muss, als dies jetzt der Fall ist. Damit stimmt auch der auf den Aussterbe-Etat gesetzte, hinterste Molarzahn (Weisheitszahn).

Die in embryonaler Zeit überall sich anlegende Cloake persistirt in voller Ausprägung einzig und allein bei den Monotremen, doch ist sie auch bei Marsupialiern wenn auch nur in sehr schwacher Vertiefung noch vorhanden, ja vielleicht gehören auch noch einige Nager hierher. Bei allen übrigen Säugern kommt es zur Trennung des Afters von der Urogenitalöffnung (Bildung eines Perineums), und ersterer steht unter der Herrschaft einer starken Muskulatur.

Im Gegensatz zu den Fischen liegt der Anus stets hinter der Urogenitalöffnung [2]).

1) Im Coecum von Lepus findet sich eine wohl entwickelte Spiralklappe.

2) Bei Hyrax finden sich ausser dem Coecum noch zwei blindsackartige Aussackungen des Enddarmes, welche kopfwärts gerichtet sind und einige Zoll über dem After in den Darm einmünden.

Histologie der Darmschleimhaut.

Ich habe in der embryologischen Einleitung schon darauf hingewiesen, dass die dem Entoderm entstammende Schleimhaut dem ganzen Darmcanal sein specifisches Gepräge als einem resorbirenden Apparat aufdrücke. Es ist deshalb absolut nothwendig, die bis jetzt nur flüchtig berührte, feinere Structur derselben einer genaueren Betrachtung zu unterziehen.

Was zunächst das Epithel der Darmschleimhaut anbelangt, so ist dasselbe ursprünglich, d. h. phylogenetisch und ontogenetisch, als aus flimmernden Cylinderzellen bestehend aufzufassen. Als erster Beweis dafür dient **Amphioxus**, dessen Darm aussen von einem Endothel und innen von einem einschichtigen Cylinderepithel bedeckt wird, wovon jede Zelle eine Geissel trägt. Höher organisirte Drüsen fehlen hier noch gänzlich.

Bei den **Cyclostomen** findet bereits eine Modification dieses ursprünglichen Verhaltens dahin statt, dass zwar bei Ammocoetes noch der ganze Darm, abgesehen von dem ein geschichtetes Pflasterepithel besitzenden Pharynx und Enddarm, von einem hohen, flimmernden Cylinderepithel ausgekleidet wird, dass aber bei Petromyzon nur noch stellenweise eine Wimperung zu beobachten ist. Die wimpernden Stellen werden um so seltener, je mehr man sich dem Hinterende des Darmes nähert; hier schlägt das einfache Cylinder- beziehungsweise das Pflasterepithel immer mehr vor.

Das Darmepithel der Myxinoiden soll der Cilien entbehren. Bei Amphioxus und den Cyclostomen haben wir uns die ganze Darmschleimhaut secernirend vorzustellen, d. h. jede Epithelzelle stellt eine kleine Drüse für sich dar. Auch bei den **übrigen Fischen** fehlen die Drüsen im Oesophagus vollständig und letzterer wird entweder gänzlich oder, was viel häufiger der Fall ist, nur in seinem Anfangsstück von einem mehrschichtigen Plattenepithel ausgekleidet. Gegen den Magen zu tritt entweder ein Flimmerepithel (Selachier, zahlreiche Ganoiden) oder ein einfaches Cylinderepithel auf (Teleostier). Stets sind Becherzellen beigemischt.

Bei Selachiern, Ganoiden und Teleostiern kommen da und dort papillen- oder stachelartige Fortsätze der Mucosa vor, die eine sehr consistente, fast zahnartige Consistenz erreichen können (Edinger).

Im Magen [1]) der eben genannten drei Fischgruppen findet sich nie Flimmerepithel und nur ein hohes Cylinderepithel persistirt. In den Appendices pyloricae dagegen existirt ein Flimmerepithel. Tubulöse Magendrüsen treten in der ganzen Wirbelthierreihe zum erstenmal bei Selachiern auf und zwar zeigen sie, was ja auch für die Embryonen sämmtlicher Wirbelthiere characteristisch ist, eine mit

---

1) Nach Heidenhain und Tornier findet sich auf dem freien Zellrand der Magendrüsen zahlreicher Vertebraten (Amphibien, Reptilien, Säuger) ein haarartig feiner, bürstenartiger Besatz. Da sich derselbe nur während der Thätigkeit der Drüse nachweisen lässt, hängt er offenbar mit der Sekretion zusammen, das Wie jedoch lässt sich vorderhand noch nicht entscheiden.

Da jener Bürstenbesatz auch in der Niere von Amphibien und Säugethieren nachgewiesen ist, so handelt es sich vielleicht um eine auf alle Drüsen sich erstreckende Erscheinung.

den Magenepithelien durchaus einheitliche Zellform, verharren also zeitlebens auf einer viel primitiveren Stufe als die Labdrüsen mancher Teleostier, wo sich bereits eine Differenz in der Zellform anbahnt[1]). Hier sind sie nämlich polygonal geworden, während das Magenepithel eine cylindrische Form beibehält. Differente Formen der Labzellen scheinen, abgesehen von wenigen Ausnahmen (Perca, Silurus, Tinca), bei Teleostiern nicht vorzukommen; eine derartige Differenzirung ist somit als ein phylogenetisch viel später erfolgender Vorgang zu betrachten; der noch nicht einmal bei Amphibien streng durchgeführt ist.

Im Anfang des Fischmagens sind die Drüsenschläuche noch ziemlich kurz, nehmen aber dann gegen den Fundus an Länge zu und gegen das Magenende wieder ab. Am Ende des Magens vieler Selachier, Ganoiden und Teleostier finden sich Schleimdrüsen, sowie auch Anhäufungen von Lymphzellen, welche die circuläre Valvula pylori in dichten Haufen durchsetzen (Edinger). Lymphgefässe sind in der Submucosa, wo sie theilweise die Blutgefässe eng umspinnen, wohl entwickelt.

Im Mitteldarm der Selachier findet sich im Bereich der Spiralklappe ein Flimmerepithelium, wie ein solches, als letzter Rest einer uralten Einrichtung, auch im Mittel-, sowie im Enddarm der Teleostier (Rhombus aculeatus, Zeus faber) vorkommen kann. Bei weitaus den meisten Teleostiern handelt es sich im Mitteldarm um ein mit Becherzellen vermischtes Cylinderepithelium mit gestricheltem Basalsaum und diese Form vererbt sich nun nicht nur auf die Amphibien, sondern auf sämmtliche höhere Wirbelthiere bis zum Menschen hinauf. Die Strichelung des freien Zellensaumes ist als Ausdruck der früher hier vorhandenen Flimmerhaare anzusehen; dass es sich dabei aber nicht etwa um eine starr gewordene Zone des Zellleibes handelt, wird durch folgenden Umstand bewiesen. Das Zellprotoplasma erzeugt bei Fischen wie bei Amphibien (Fig. 441) contractile Ausläufer gegen das Darmlumen hinein, welche ganz analog den Pseudo-

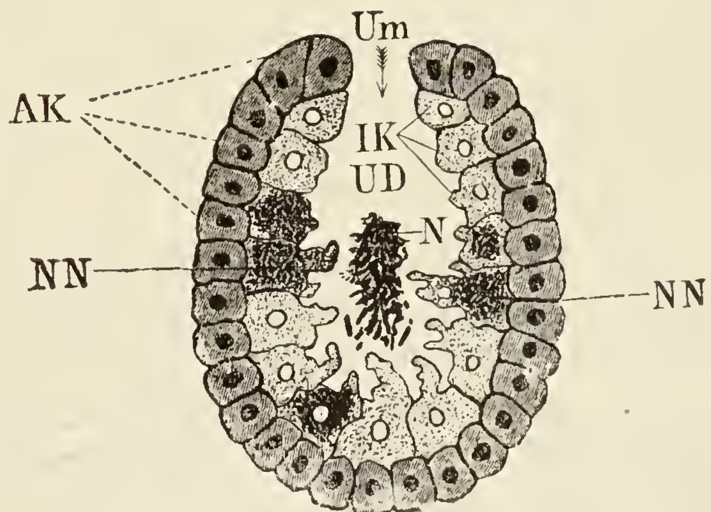


Fig. 440. Schematische Darstellung des Coelenteratenkörpers. AK und IK äusseres und inneres Keimblatt. Z Zellen des äusseren, ZZ Zellen des inneren Keimblattes, welche amöboide Fortsätze aussenden und bei NN schon Nahrungstheilchen aufgenommen haben, UD Urdarmhöhle, in welcher sich Nahrung (N) befindet, Um der Urmund.

1) Leydig beschreibt im Magen von Acipenser sturio Labdrüsen und Cattaneo bestätigt diesen Befund. Nach einer Mittheilung des letzteren handelt es sich um zahlreiche tubulöse Drüsen, deren rundlicher oder polygonaler Epithelcharacter sich von den cylindrischen Zellen, welche die freie Schleimhautfläche überziehen, scharf unterscheidet. Ob es sich dabei auch um delo- und adelomorphe Zellen im Sinne der höheren Vertebraten handelt, kann ich nicht entscheiden, und bevor auch physiologisch-chemische Untersuchungen angestellt sein werden, lässt sich über jene Drüsen nichts Sicheres behaupten. Dass die Labdrüsen zahlreichen Teleostieren, wie z. B. Cobitis fossilis, Gasterosteus pungitius, Tinca vulgaris und vielen andern fehlen, ist sicher nachgewiesen. Hier muss also die Verdauung vom Darmsecret besorgt werden.

podien vieler nackter Zellen die Nahrungsstoffe aufnehmen. Somit ist die Zelle selbst activ an der Resorption betheiligt und wir sehen eine bei vielen Wirbellosen (Protozoën, Coelenteraten, manche Würmer) schon vorhandene Einrichtung auch auf viele[1]) Wirbelthiere vererbt (Wiedersheim).

Eigentliche Drüsen kommen im Mitteldarm der Fische nicht vor.

Eine besondere Besprechung verdient der Mitteldarm von Cobitis fossilis, dem man das Epithel lange Zeit ganz abgesprochen hat.

Der Reichthum an Capillaren ist hier ein so enormer, dass der Darm in frischem Zustande eine rosenrothe Färbung besitzt, und mit diesem Capillarnetz steht das Darmepithel in nächster Verbindung, d. h. wird von den letzten Ausläufern der Gefässschlingen aufs innigste durchflochten. Aus diesem Grunde ist es sehr schwer nachzuweisen und erst Lorent ist dieser Nachweis mittelst der Versilberungsmethode gelungen. Dabei hat sich herausgestellt, dass es aus einer oberflächlichen Schicht platter, polygonaler, endothelartiger Zellen besteht, auf welche nach der Tiefe zu ein geschichtetes Cylinder-Epithelium mit eingestreuten Becherzellen folgt.

Die Kuppen des Capillarnetzes liegen so oberflächlich, dass sie nur noch von jenen oberflächlichen, platten Zellen bedeckt werden; sie entbehren also einer bindegewebigen Aussenhülle vollständig.

Diese eigenthümliche, aufs Lebhafteste an die Lunge erinnernde Structur des Darmes befähigt den Darm von Cobitis fossilis als Respirationsorgan zu fungiren und dass dies thatsächlich der Fall ist, beweist die chemische Beschaffenheit der per anum ausgeschiedenen Luft, in welcher Kohlensäure und Stickstoff nachgewiesen werden kann. Diese Darmathmung unterstützt die Kiemenathmung in der Art, dass die in sauerstoffreichem Wasser vorwiegend kiemenathmenden Fische in schlechtem Wasser die Darmathmung zu Hilfe nehmen (v. Siebold).

Ob und in welcher Weise der Mitteldarm von Cobitis fossilis auch der Resorption der Nahrung dient, muss vor der Hand dahingestellt bleiben. Möglicherweise handelt es sich um eine directe Resorption der Darm-Contenta in die Capillaren, so dass ein Chylusgefäss-System für diesen Fisch unnöthig wäre. Wahrscheinlicher aber findet die Resorption der Nahrungsstoffe im Wesentlichen schon im Magen statt.

Der bei allen, oder doch den meisten Fischen durch einen klappenartigen Schleimhautring vom Mitteldarm getrennte Enddarm besitzt bei Ganoiden und Teleostiern im Wesentlichen noch den Schleimhautcharacter des Mitteldarmes, d. h. er ist bis zum Anus hin von Cylinder- und Becherzellen ausgekleidet. Bei Selachiern und, wie wir schon oben gesehen haben, bei Cyclostomen, besitzt er ein mit Becherzellen vermischtes, geschichtetes Pflasterepithel.

Bei **Amphibien** wird die ganze Mundrachenhöhle, der Oesophagus, der Enddarm (Tritonen), sowie ein Theil des Magens von Flimmerepithel ausgekleidet, die übrigen Cylinderzellen des Darmes besitzen den oben schon geschilderten gestrichelten Basalsaum, welcher auch den

---

1) Es unterliegt für mich keinem Zweifel, dass jene mechanische Leistung der Zellen des Darmepithels als eine über sämmtliche Wirbelthierkreise sich erstreckende Einrichtung betrachtet werden muss und dieselbe kann uns auch nicht wundernehmen, da die Entoblastzellen aller Wirbelthiere sofort nach ihrer Entstehung im Ei die betreffende, von den wirbellosen Vorfahren her vererbte, resorbirende, incorporirende Rolle dem Dotter gegenüber spielen (Wiedersheim, J. Kollmann).

Epithelien des Dickdarmes zukommt, allein ohne jene Strichelung. Somit muss hier die regressive Metamorphose des Flimmerbesatzes, die wir uns von der Cloake aus nach vorne fortschreitend zu denken haben, schon vor sehr langer Zeit gespielt haben. In der Mucosa des Schlundes finden sich acinöse Drüsen und im Magen kann man Lab- und Schleimdrüsen unterscheiden. Letztere sind von dem gewöhnlichen Cylinder-Epithel der Magenschleimhaut ausgekleidet, erstere hingegen besitzen nur im Ausführungsgang ein Cylinder-Epithel. Die übrige Drüse wird an der Theilungsstelle des Schlauches durch grosse, blasige Zellen (Schleimzellen Heidenhain's) characterisirt und in den Schlauchzipfeln selbst finden sich polygonale Zellen, die den Belegzellen der Säugethiere entsprechen (Heidenhain). Die Hauptzellen Heidenhain's sind bis jetzt bei Amphibien noch nicht nachgewiesen.

Im Mitteldarm finden sich massenhaft Lieberkühn'sche Drüsen, die aus cylindrischen Einstülpungen der Mucosa hervorgegangen und dem entsprechend von Cylinderzellen ausgekleidet sind.

Im Pharynx der **Reptilien** findet sich geschichtetes Pflasterepithel, im Schlund dagegen bei den meisten ein geschichtetes Flimmerepithel. Drüsen können fehlen, z. B. bei Lacerta und den Crocodiliern, oder vorhanden sein, wie bei gewissen Schildkröten (Chelys, Testudo). Bei den Schildkröten zeigt die Structur der Schleimhaut des Schlundes die allermannigfachsten Variationen und ich habe mich theilweise früher schon, bei der Betrachtung des Vorderdarmes, darüber ausgesprochen. Der Schlund der Crocodilier wird von einem an Becherzellen reichen Cylinderepithel ausgekleidet.

Die Magenschleimhaut der Reptilien flimmert nicht, sondern ist von einem gewöhnlichen Cylinderepithel ausgekleidet, welches sich zu zahlreichen, schlauchförmigen (Chelonier, Crocodilier) oder kurzen, sackförmigen (Lacerta) Labdrüsen einsackt. Letztere können einfach oder an ihren Enden gegabelt (Chelonier) und gleichmässig vertheilt oder wie bei Crocodiliern, wo die Mucosa sehr dick ist, da und dort in Gruppen angeordnet sein. Eine jede solche Drüse mündet je auf einer kleinen Papille, so dass die Magenschleimhaut dadurch ein sammetartiges Aussehen erhält. Im Pylorusmagen ist die Schleimhaut viel dünner.

Das Epithel der Labdrüsen besteht nur aus Labzellen, den Hauptzellen der Säuger entsprechende Bildungen lassen sich nicht nachweisen. Gegen das hintere Magenende zu finden sich neben den Labdrüsen auch einfache, von gewöhnlichem Cylinderepithel ausgekleidete Schleimdrüsen.

Während im übrigen Darmcanal der Saurier und Crocodilier keine drüsigen Bildungen nachzuweisen sind, scheinen sie nach C. K. Hoffmann bei einigen Schildkröten (Trionyx, Chelys), wenn auch in keiner sehr hohen Ausbildung, vorzukommen. Dies gilt vor allem für den Enddarm, der sogar sehr drüsenreich sein kann.

Im Schlund der **Vögel** finden sich neben nie fehlenden, kleineren Schleimdrüsen bald einzeln, bald dicht gedrängt stehende Drüsen, deren Secret sich der Nahrung beimischt und diese zur Resorption vorbereitet. Flimmerzellen sind im Darmtractus der Vögel bis jetzt nicht mit Sicherheit nachgewiesen. Ueberall sind tubulöse Drüsen in Masse vorhanden und diese zeigen namentlich im Vormagen eine sehr hohe Entwicklung und nehmen z. Th. dadurch einen

zusammengesetzten Character an, dass zahlreiche, zu Gruppen vereinigte Drüsenschläuche ihr Secret in einen gemeinsamen Hohlraum ergiessen.

Ueber die Absonderung der Kropfmilch sowie über die einen Hornstoff producirenden Drüsen des Muskelmagens habe ich früher schon gehandelt.

Auch der Enddarm ist bei Vögeln überreich mit Schleimdrüsen ausgestattet, was zur Erleichterung des Defaecationsaktes nicht wenig beitragen mag.

Das oft schon erwähnte Flimmerepithel des Darmcanales setzt sich bis zu den **Säugethieren** hinauf, wenn auch allerdings z. Th. nur in schwachen Spuren, fort. So ist es im Magen der Katze, sowie im Oesophagus menschlicher Embryonen sowie von Neugeborenen nachgewiesen. Später schwindet es und macht einem Cylinderepithel Platz, das sich durch das ganze Darmrohr fortsetzt. Letzteres ist ausserordentlich reich ausgestattet mit Drüsenapparaten, die weitaus der Mehrzahl nach nach dem tubulösen Character gebildet sind und die man im Magen als Lab-, im Darm als Lieberkühn'sche Drüsen bezeichnet. Bei den ersteren unterscheidet man zwei verschiedene, übrigens durch Uebergangsformen verbundene Zellformen, die man als Beleg- und als Hauptzellen bezeichnet.

Daneben existiren noch sogenannte Pylorusdrüsen, die durch eine intermediäre Zone mit den eigentlichen Pepsin- oder Labdrüsen verbunden sind. Ihre Zellen stimmen z. Th. mit den Belegzellen der Fundusdrüsen nahezu überein und sind als Modificationen von solchen aufzufassen (Ph. Stöhr).

Die Belegzellen erzeugen das Pepsin.

Wie ich schon früher hervorhob, setzt sich die Darmwand im Allgemeinen folgendermaassen zusammen.

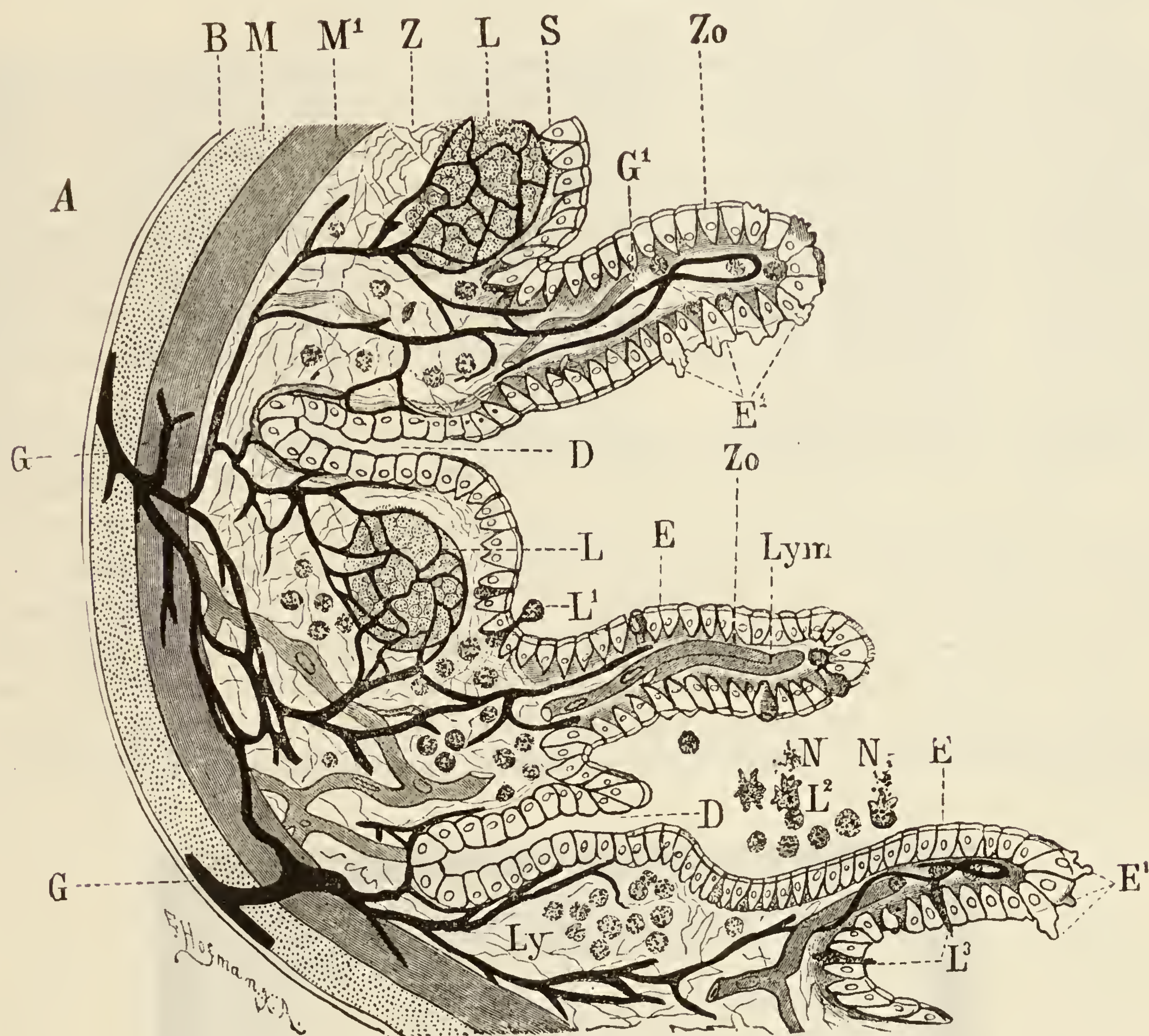
Von aussen nach innen vordringend trifft man auf eine dem Peritoneum angehörige Serosa, auf eine äussere Längs- und eine innere Ringmuskelschicht, welche mit wenigen Ausnahmen aus glatten Faserzellen besteht. Auf diese beiden Schichten folgt eine Submucosa und auf diese endlich die Epithellage der Mucosa.

Auf die feineren Detailverhältnisse näher einzugehen, ist hier nicht der Ort, und ich beschränke mich darauf, zwei Punkte, die mir eine besondere Würdigung zu verdienen scheinen, herauszugreifen, nämlich die Beziehung des lymphatischen Systems zur Submucosa, sowie die Faltenbildung der Mucosa.

Die Submucosa sämmtlicher Vertebraten besteht aus einer feinmaschigen, adenoiden Gerüstsubstanz, in welcher sich grössere und kleinere Hohlräume vorfinden, die von glatten Muskelfasern, Blutcapillaren, Lymphbahnen und Lymphzellen mehr oder weniger dicht eingenommen werden. Letztere erfüllen die maschigen Hohlräume in dichten Schaaren und liegen entweder diffus, d. h. überall herum zerstreut, oder ballen sie sich zu isolirten oder aggregirten Haufen (Peyer'sche Plaques), die man dann als Follikel bezeichnet[1]). Allen diesen lymphoiden Zellen kommt eine überaus grosse Bewegungsfähigkeit zu und sie wandern nicht nur aus der Tiefe herauf gegen den Epithelsaum

1) Solche kommen bei Fischen nur ausnahmsweise vor, wie z. B. im Oesophagus der Selachier und am Pylorus einiger Teleostier.

der Mucosa, sondern dringen auch zwischen die Zellen der letzteren hinein, ja wandern selbst bis ins Darmlumen hinein, wo sie z. B. bei Fischen in grosser Zahl angetroffen werden[1]). Ueber die physiologische Bedeutung dieses Verhaltens ist man sich bis jetzt keineswegs



a b
Sa
B

Fig. 441. *A* Ein Stück Darmwand im Querschnitt, z. T. schematisirt. Die Zwischenschicht d. h. die Submucosa und die Schleimhaut ist im Verhältniss zu den äusseren Schichten des Darmes absichtlich viel zu breit gezeichnet. Links von der Abbildung hat man sich die Körperhöhle, rechts die Darmhöhle zu denken. *B* Bauchfellüberzug des Darmes, *M* Längsmuskelschicht, M^1 Ringmuskelschicht, *Z* Zwischenschicht, *S* Schleimhaut, welche sich bei *Zo*, *Zo* zu Zotten erhebt, *G*, *G* Gefässe, deren grössere Stämme zwischen dem Bauchfell und der Muskelschicht verlaufen Die feineren Gefässe verzweigen sich in der Zwischenschicht, umspinnen dort die Lymphzellenpakete (*LL*) sowie die Drüsen und schicken feine Schlingen in die Zotten hinein (bei G^1). *DD* Eingänge in die Drüsen, *E*, *E* Epithelzellen der Schleimhaut mit ihrem Randsaum, welcher bei E^1 in amöboider Bewegung begriffen ist. — Dieselben Zellen sind in Fig. 181, ***B***, *a*, *b* bei viel stärkerer Vergrösserung dargestellt. — *Ly* zerstreute Lymphzellen in der Zwischenschicht, L^1, L^3 Lymphzellen im Durchtritt durch die Schleimhaut begriffen, bei L^2 sind mehrere bereits in die Darmhöhle gelangt und beginnen die dortigen Nahrungstheilchen *NN* unter amöboiden Bewegungen aufzunehmen, *LL* Lymphzellenpakete, *Lym* Lymphgefässe in den Darmzotten.

---

1) Eine welch' massenhafte Auswanderung von Lymphzellen bei entzündlichen Reizzuständen des Darmes beim Menschen vorkommt, ist den Pathologen wohl bekannt.

klar, doch liegt der Gedanke nahe, dass sie irgend einen (chemischen?) Einfluss auf die Ingesta ausüben, oder handelt es sich auch, kraft der amoeboiden Bewegungen der Zellen, um eine active, mechanische Aufnahme von kleinsten Nahrungspartikelchen, so dass die von mir oben erwähnte mechanische Aufgabe der Darmepithelien hier gewissermaassen ein Homologon finden würde (Wiedersheim).

Ueber das Nähere siehe das Lymphsystem.

Was endlich die **Faltenbildungen** der Darm-Mucosa (Fig. 442 und 443, anbelangt, so habe ich schon früher auf ihre Bedeutung hingewiesen, allein wir haben bis jetzt als Beispiel dafür nur die Spiralfalte im Darm gewisser Fische kennen gelernt. Unter ganz denselben morphologischen und physiologischen Gesichtspunkt fallen die Tausende von Falten und Fältchen, Zotten, Leisten und Papillen, welche sich durch die ganze Wirbelthierreihe hindurch im Darmrohr finden und die in ihrer Ontogenese ein getreues Abbild der Phylogenese liefern (G. Cattaneo).

So zeigt der Oesophagus fast ausnahmslos und der Enddarm wenigstens häufig ein Längsfaltensystem. Ueberhaupt sind die Längsfalten, wie der Myxinoiden- und der Petromyzontendarm (denn auch hier finden sich neben der Spiralfalte eine Anzahl zarterer Längsfalten) beweist, als die phyletisch älteste, auf die Vergrösserung der resorbirenden Fläche gerichtete Einrichtung anzusehen (Fig. 443, *A*).

Erst später, wie wir dies bei höheren Fischen, und zwar schon von den Selachiern (Fig. 442 und 443, ***B***—***E***) an, sehen, kommt es durch das Auftreten von Querfalten, welche die Längsfalten unter einander

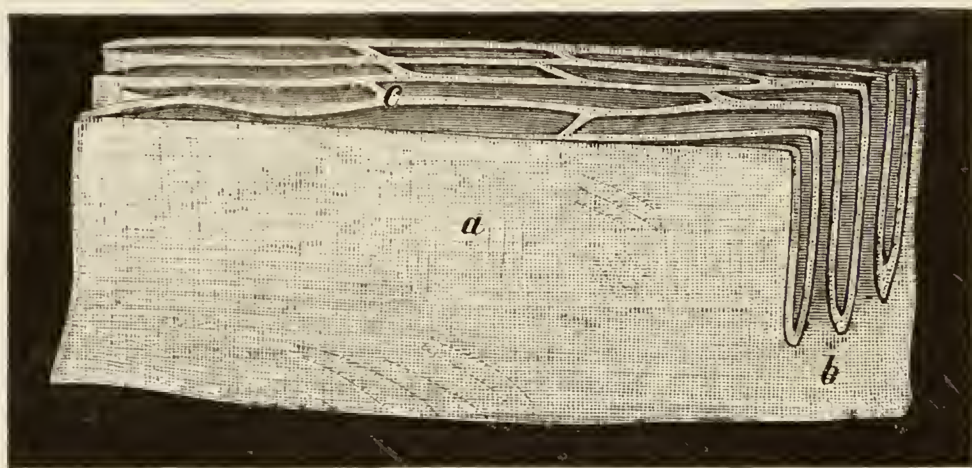


Fig. 442. Ein Stück Teleostierdarm mit den langen schmalen Krypten. Nach Edinger.
a Längs-, *b* Querschnitt, *c* Innere Oberfläche.

verbinden, zu Kryptenbildungen, die eine sehr verschiedene, entweder langgestreckte oder mehr in die Tiefe gehende blindsackartige Form besitzen können. Sie können schon im Magen auftreten, obgleich dieser, wie bei Dipnoërn, manchen Ganoiden und Amphiuma auch eine durchaus glatte Mucosa besitzen kann. Im Mitteldarm von Acipenser und Polypterus, sowie im Magen von Proteus sind sie gut entwickelt. Durch immer höhere Ausbildung [1]) beziehungsweise

1) Das dadurch entstehende netz- oder gitterartige Trabekelsystem, welches auch die Spiralklappe der Selachier, Dipnoër und Ganoiden überzieht, kommt bei Teleostiern (Cyprinoiden, Gadus lota und Gonostoma denutatum) zu sehr hoher Entwicklung. In dem Bindegewebe der Kryptenscheidewände finden sich jene oben erwähnten weiten, wandungslosen Lymphräume der Submucosa.

durch schlauchförmiges Auswachsen jener Krypten, wie man dies in den Appendices pyloricae beobachtet, bilden sich weiterhin die Magensaft- sowie die Lieberkühn'schen Drüsen des Säugethierdarms.

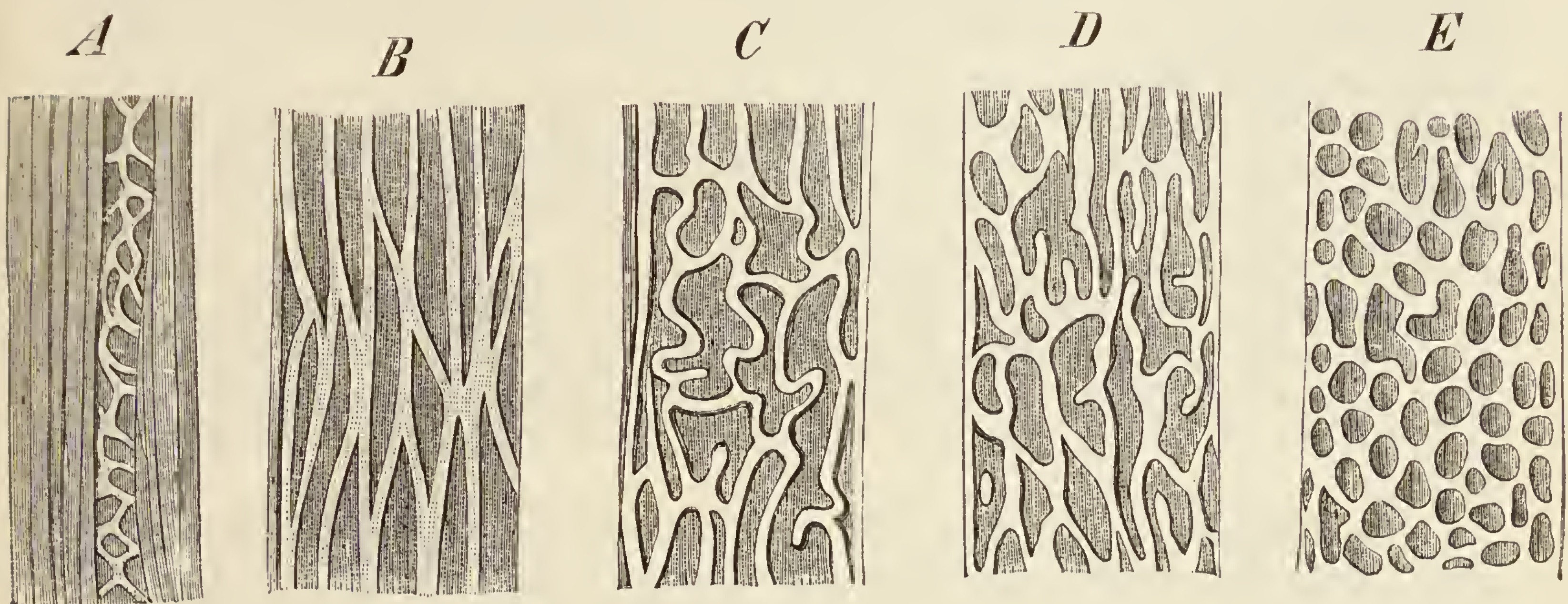


Fig. 443. Halbschematische Flächenschnitte durch Fischdärme zur Demonstration des Ueberganges der Längsbuchten in rundliche Krypten. Nach Edinger.

A von Petromyzon, mit der deutlich vorspringenden Spiralfalte, *B* von einem Selachier, *C—E* von verschiedenen Teleostiern.

Eigentliche zottenartige Auswüchse der Mucosa sind bei den Fischen selten. Sie kommen vor auf der Klappe der Selachier, im Darm des Balistes und der Pleuronectiden, im Enddarm von Rhombus aculeatus, bei Crenilabrus fuscus und perspicillatus, im ganzen Darm von Mugil cephalus und bei andern (Edinger).

Alle diese Zotten haben denselben Bau wie die übrigen Theile der Falten, aus denen sie durch mannigfache Uebergangsformen hervorgehen.

Unter den **Amphibien** kommt es namentlich bei manchen Anuren zu deutlicher Entwicklung von Darmzotten, allein bei Rana esculenta sind sie noch nicht deutlich differenzirt; hier handelt es sich um ein hinter dem Pylorus (Fig. 444, a^1) beginnendes feinstes Netz (*b*) von Fältchen der Mucosa. Im Lauf nach hinten ordnen sich die Fältchen zu zwei nebeneinander liegenden Systemen von Querleisten ($c\,c$, $c^1\,c^1$), wovon jede eine halbmondförmige, mit der Convexität nach vorne gerichtete Falte darstellt, deren freier Rand und taschenartige Höhlung nach hinten schaut. Sie erinnern dadurch nach Form und Wirkungsweise an die Aorten- und Pulmonalklappen des menschlichen Herzens und werden durch feinste Längsfältchen (*d d*) gegenseitig verbunden. Dieses eben beschriebene Faltensystem verliert von der Mitte des Mitteldarmes an seinen regel-

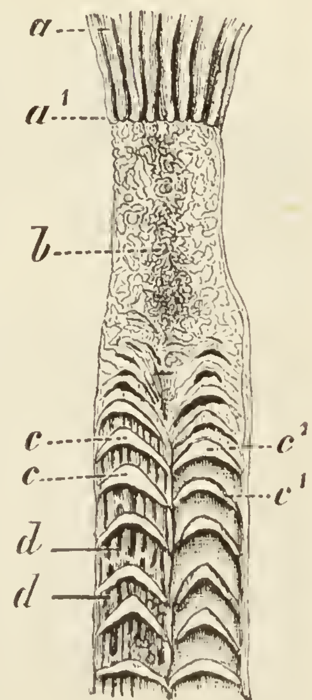


Fig. 444. Anfangsstück des Mitteldarmes von Rana esculenta. Mässig vergrössert.

a Magenschleimhaut, a^1 Pylorus, *b* feines Faltennetz $c\,c$, $c^1\,c^1$ Doppelsystem von halbmondförmigen Querleisten, die durch Längsfalten *d d* unter einander verbunden werden. Letztere sind auf der rechten Seite des Praeparates nicht eingezeichnet.

mässigen Character und macht wieder unregelmässigen, netzartigen Bildungen Platz, die noch weiter nach hinten durch gerade und wellig verlaufende Längsfalten ersetzt werden.

Im Anfang des Enddarmes nimmt die Schleimhaut eine sammetartige, zart villöse Beschaffenheit an und darauf folgt endlich ein bis zur Cloake und bis in den Beginn der Harnblase sich fortsetzendes Längsfaltensystem.

Im Mitteldarm der Urodelen findet sich ebenfalls ein mehr oder weniger entwickeltes, hie und da fein gekräuseltes, oder wellig verlaufendes Längsfaltensystem [1]) und die einzelnen Falten können auch netzartig mit einander confluiren.

Dasselbe gilt auch im Allgemeinen für die **Reptilien,** doch kommt es hier auch, wie z. B. bei Amphisbaenen und Chamaeleonten, zu stark entwickelten, härtlichen Zottenbildungen, die ausserordentlich dicht, in Form kleiner, plattgedrückter Papillen nebeneinanderliegen.

Bei **Vögeln** finden sich neben vielen, oft zickzackförmig verlaufenden Längsfalten auch zahlreiche Querfalten, die mit den Valvulae conniventes Kerkringii der Säugethiere verglichen werden können. Sie sind besonders stark ausgeprägt am Enddarm von Struthio, wo sie halbmondförmig einspringen und so den Durchtritt der Contenta wesentlich verzögern. Die Resorption der Nahrung findet sicherlich noch innerhalb dieses Darmabschnittes statt und dies gilt namentlich auch für die schwer resorbirbare Nahrung der Körnerfresser.

Neben jenen Faltenbildungen kommen dem Vogeldarm auch Zotten in reichstem Maasse zu; sie finden sich am besten entwickelt im Duodenum, doch ziehen sie sich oft auch bis in den Enddarm hinein.

Eine stärkere Entwicklung als irgendwo anders erreichen die Darmzotten bei den **Säugern** und hier ist auch ein Querfaltensystem, zumal am Enddarm, stark entwickelt. Längsfalten dagegen treten stark in Hintergrund und die Magenschleimhaut ist meistens in netzförmigen Falten erhoben, oder zeigt sie die uns vom Wiederkäuermagen her bekannte, complicirte Structur [2]).

Anhangsorgane des Darmcanals.

Leber.

Die Leber entsteht in sehr früher embryonaler Zeit als ventraler Auswuchs aus dem Anfang des Mitteldarmes. Entweder ist derselbe zuerst einfach und wächst dann erst später in zwei Lappen aus (Cyclostomen, Selachier, Amphibien und Säuger (?), oder er

1) Bei Amphiuma sind die Längsfalten vom zweiten Drittel des Mitteldarms an in ihrer Continuität in ganz regelmässigen Intervallen unterbrochen. Sie liegen nur an den Krümmungsstellen des Darmes.

2) Mit grosser Regelmässigkeit finden sich in der adenoiden Gerüstsubstanz der Zotten aller Vertebraten der Längsaxe parallel laufende Muskeln, welche stets der Entothelwand der im Innern der Zotte befindlichen Chylusgefässe eng anliegen. Mittelst dieser Muskeln können sich die Zotten contrahiren, während ihre Streckung auf das Verhalten (Blutdruck) der Gefässe, das Epithel (also auf elastische Kräfte), und vor Allem auf die Wirkung der peristaltischen Contraction der Darmmuskulatur zurückzuführen ist. Diese Bewegungen der Zotten stehen in wichtigen Beziehungen zur Chylusströmung und den Resorptionsverhältnissen in der Zotte (Graf Spee).

zeigt, wie bei Vögeln, ab origine eine doppelte Anlage. Das ursprüngliche, aus dem Entoderm und dem umhüllenden Mesoderm hervorgehende Divertikel treibt eine Anzahl von hohlen oder auch soliden Knospen hervor, die bald zu cylindrischen Schläuchen auswachsen, und diese verflechten sich untereinander zu einem Netzwerk. Letzteres wird aber bald darauf von einem zweiten Netz mesodermalen Ursprungs, welches aus Aesten der Vena omphalomesenterica besteht, durchwachsen. Die so gebildete, nach dem Typus einer Drüse gebildete Leber erhält, wie der Darm, einen peritonealen Ueberzug und wird durch ein Ligamentum suspensorium an der ventralen Leibeswand befestigt. Sie wächst bei den meisten Wirbelthieren schon in embryonaler Zeit zu einem gewaltigen, physiologisch offenbar sehr wichtigen, blutreichen Organ heran, das in der Regel einen sehr beträchtlichen Raum der Leibeshöhle erfüllt und sich formell im Allgemeinen an die Leibesconfiguration anpasst.

In nachembryonaler Zeit besteht seine Hauptaufgabe in der Bereitung der Galle, welche von den Leberzellen in die wandungslosen Intercellular-Räume abgeschieden und weiterhin durch, mit eigener Wandung versehene, Gallencanäle fortgeführt wird. Indem diese von allen Seiten confluiren, resultirt schliesslich daraus eine wechselnde Anzahl von sogenannten Ductus hepatici, die entweder direct die Darmwand durchbohren oder unter Entwicklung einer als Reservoir fungirenden Gallenblase, in einen Ductus choledochus confluiren.

In diesen, die Gallenausführungsgänge betreffenden Verhältnissen herrscht die allergrösste Verschiedenheit, so dass sich keine allgemeinen Angaben darüber machen lassen.

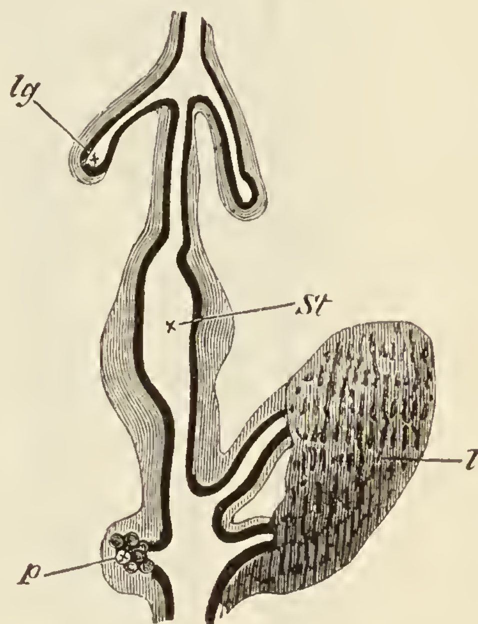


Fig. 445. Schematische Darstellung des Darmcanals eines Hühnchens vom vierten Tage. (Nach Götte).

Die schwarze Linie bezeichnet das Hypoblast, die Schattirung in deren Umgebung das splanchnische Mesoblast. *lg* Lunge, *st* Magen, *p* Pankreas, *l* Leber.

a) FISCHE.

Wie früher schon erwähnt, gilt bei Amphioxus eine aus dem Mitteldarm entstehende, blindsackartige Ausstülpung als Leber.

Bei den Myxonoiden (Fig 446, B, *L L* [1]) bleibt die nicht sehr voluminöse Leber zeitlebens in zwei hintereinanderliegende Abschnitte, einen hinteren grösseren und vorderen kleineren, getrennt. Zwischen diesen beiden, ganz selbständigen Abschnitten tritt rechterseits die stattliche Gallenblase (*GB*) zu Tage. Aus jedem Leberlappen tritt ein Ductus hepaticus (Fig. 446, A, *hh*) hervor und diese confluiren zu einem Ductus choledochus (*Ch*), in dessen Rückwärtsverlängerung die Vesica fellea (resp. der Ductus cysticus (*c*)) gelegen ist (*Vf*).

Noch wesentlich kleiner als bei Myxinoiden ist die Leber bei den Petromyzonten.

Zwischen der grünlichen Leber des Ammocoetes und der röthlichgelben von Petromyzon herrscht insofern ein scharfer Unterschied, als sie beim erstgenannten Thier eine in mancher Beziehung an die Verhält-

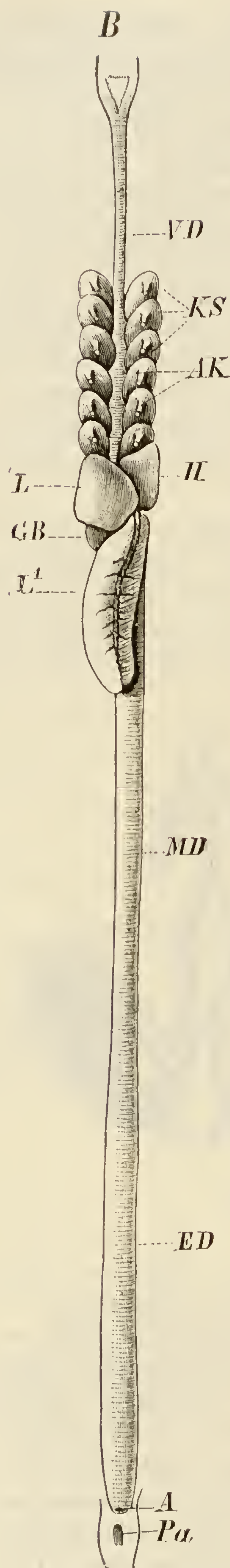


Fig. 446.

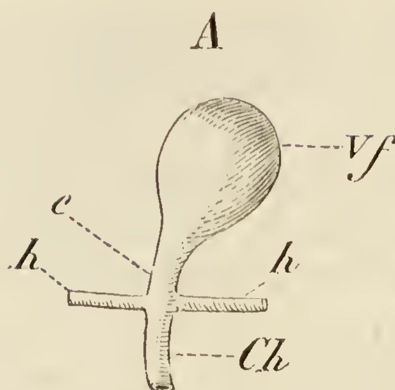


Fig. 446. *A* Gallenblase und Gallengänge der Myxinoiden.

Vf Vesica fellea, *c* Ductus cysticus, *hh* Ductus hepatici, *Ch* Ductus choledochus.

Fig. 446. *B* Situs viscerum von Myxine glutinosa.

VD, *MD* und *ED* Vorder-, Mittel- und Enddarm, *A* Anus, *Pa* Porus abdominalis, *L* Vorderer und L^1 Hinterer Leberlappen, *GB* Gallenblase, *H* Herz, *KS* Kiemensäcke, *AK* Aeussere Kiemengänge.

nisse der Amphibien und Reptilien erinnernde, zusammengesetzte, tubulöse Drüse darstellt, deren Gallengänge mit einem Flimmerepithel ansgekleidet sind. Bei der Umwandlung in Petromyzon verschwinden die Tubuli, die Zellen füllen sich mit Fett und die bei Ammocoetes leicht nachzuweisende, obgleich ganz in die Lebersubstanz eingebettete Gallenblase verschwindet spurlos. Ebenso ist der kurze Gallengang des Ammocoetes bei Petromyzon noch nicht wieder aufgefunden worden.

Bei Ammocoetes wie bei Petromyzon ist die Leber mit der ventralen Körperwand innig verwachsen, dorsal ist sie tiefeingefurcht und umfasst zwingenartig den Tractus intestinalis von beiden Seiten sowie ventralwärts.

Bei den übrigen Fischen, besonders aber bei Selachiern [1]) gedeiht die meistens aus zwei, mehr oder weniger getrennten Lappen bestehende Leber zu gewaltiger Entwicklung und bedeckt dabei stets ein ansehnliches Stück des Tractus intestinalis. Stets ist die Leber durch ein Peritonealband an die vordere Leibeswand, sowie an den Magen befestigt.

Während die Leberlappen bei Squaliden in der Mittellinie in der Regel enge zusammenstossen, liegen sie bei Rochen, wie z. B. bei Torpedo, weit auseinander und sind hier nur durch Bauchfell und nicht durch Lebersubstanz mit einander verbunden.

Unter den Knorpelganoiden ist die Leber sehr stattlich bei Acipenser, klein dagegen bei Spatularia. Bei beiden aber sind ihre Ränder gelappt und eingekerbt und bei Acipenser schieben sich die beiden Seitenhälften zwischen den auf- und absteigenden Theil des Magens hinein (Fig. 447, *L* L^1), wobei sie durch eine breite Commissur aus Lebersubstanz mit einander verbunden werden. Jeder der beiden Haupt-Leberlappen verjüngt sich nach

1) Am grössten habe ich sie bei Zygaena getroffen; sie dehnt sich hier bis zur Cloake aus. Auch bei Chimaera ist sie von enormem Umfang.

vorne kuppelförmig und in den so gebildeten Einschnitt ist der Herzbeutel eingelassen. Dicht dahinter liegt die monströse Gallenblase (Fig. 447, *GB*).

Die Leber des Polypterus (Fig. 450) besitzt eine so merkwürdige, man könnte fast sagen, abenteuerliche Gestalt, wie sie uns in der ganzen übrigen Thierreihe nicht mehr begegnet. Sie stellt ein lang gestrecktes Organ dar, an dem man eine vordere compacte, zur Aufnahme des Pylorrusohres

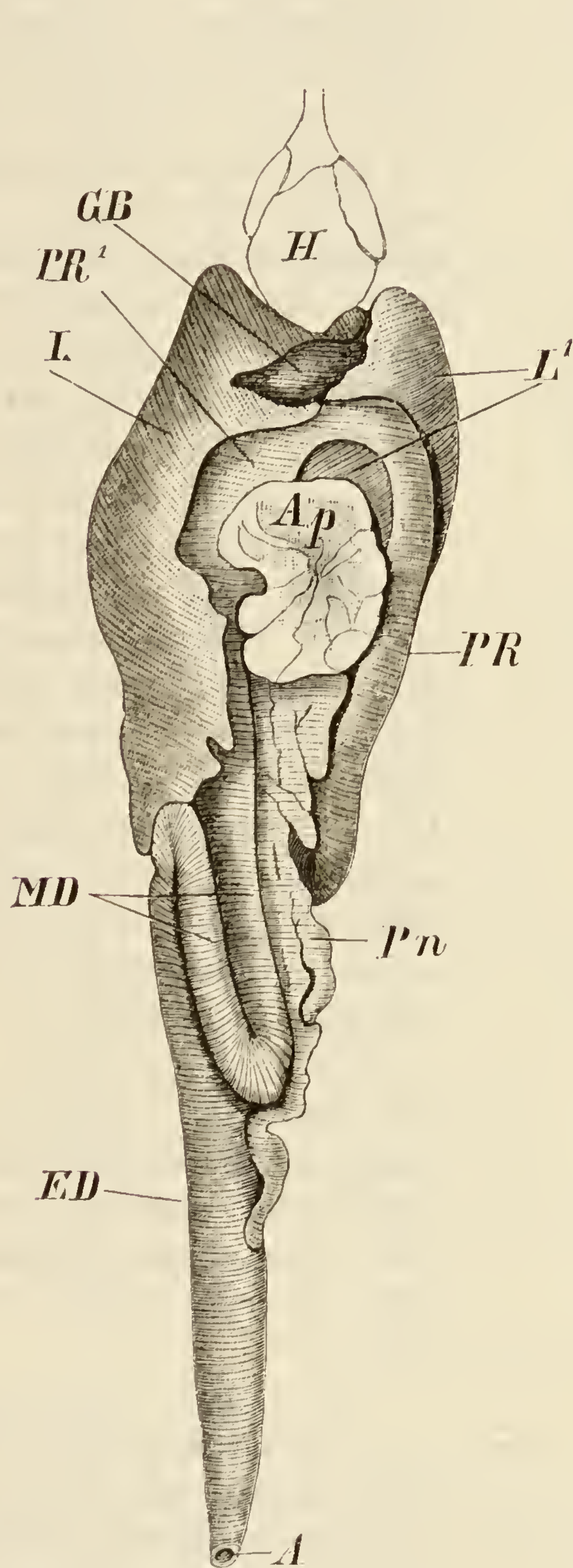


Fig. 447.

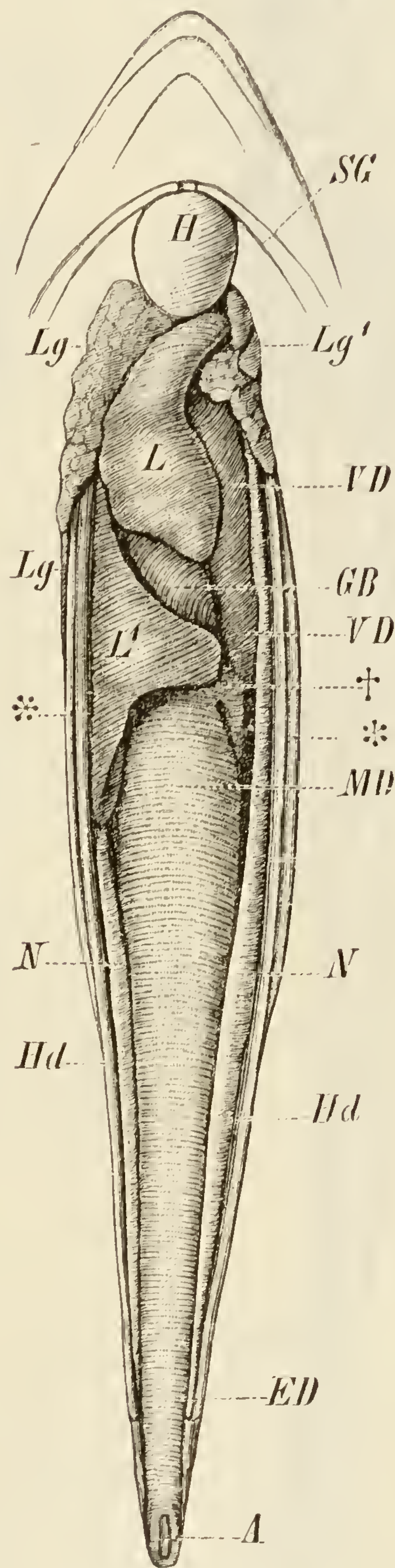


Fig. 448.

Fig. 447. Gesammter Situs vom Stör.
H Herz, *L L*¹ Leber, *GB* Gallenblase, *PR*, *PR*¹ Pylorusrohr, *Ap* Appendices pyloricae, *Pn* Pankreas, *MD* Mitteldarm, *ED* Enddarm, *A* Anus.

Fig. 448. Situs von Protopterus.
VD Vorderdarm, bei † vom Mitteldarm *MD* scharf abgesetzt, *ED* Enddarm, *A* Anus, *L L*¹ vorderer und hinterer Leberlappen, zwischen welchen bei *GB* die Gallenblase zu Tage tritt, *Lg Lg*¹ Vorderende der rechten und linken Lunge, *H* Herz, *SG* Schultergürtel, *N N* Nieren, *Hd Hd*, * Hoden und Vas deferens.

ventralwärts tief gehöhlte (Fig. 449, 450, L, L^1, L^2), sowie eine hintere, viel längere und schlankere Partie unterscheiden kann. Letztere besteht aus zwei ungleich langen, dünnen cylindrischen oder eigentlich spindelförmigen Lappen, einem rechten und einem linken, und zwar hängt der rechte (L^3) durch eine ziemlich dicke Substanzbrücke mit der vorderen Partie zusammen und haftet aufs Innigste an der linken grösseren Hälfte der Schwimmblase, während der linke (L^4) mit seinem Nachbar zur rechten, nach vorne zu, nur durch einen langen Gallengang (Fig. 450 †) und in querer Richtung durch zahlreiche Gefässe zusammenhängt. Beide Lappen ziehen parallel mit einander nach hinten, und zwar wird der linke, wie Fig. 449 zeigt, vom Darmrohr vollkommen, der rechte nur theilweise bedeckt. Erst am Beginne des hinteren Drittels vom Spiraldarm finden beide ihr Ende. Da auch der hintere Rand der vorderen Leberpartie (Fig. 450, L^1, L^2) mehrfach gelappt und ausgefranst ist, so erhält das ganze Organ ein sehr zerschlissenes und zerfetztes Aussehen (Wiedersheim).

Die Gallenblase (Fig. 449 und 450, *GB*) hat eine schlanke, birnförmige Configuration und liegt gänzlich frei von Lebersubstanz, etwa in der Höhe des umliegenden Pylorusrohres.

Die Leber des Lepidosteus repräsentirt durch ihre gleichmässig dicke, gänzlich ungelappte Form gerade das Gegentheil von derjenigen des

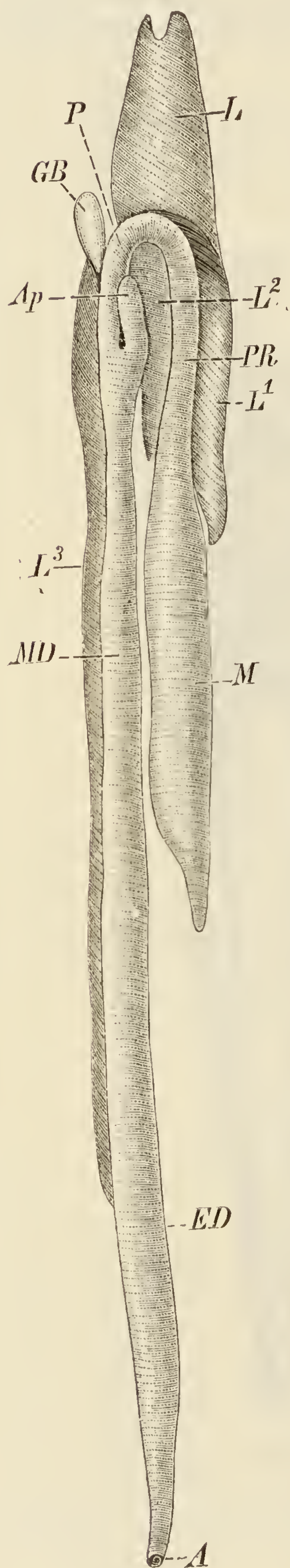


Fig. 449.

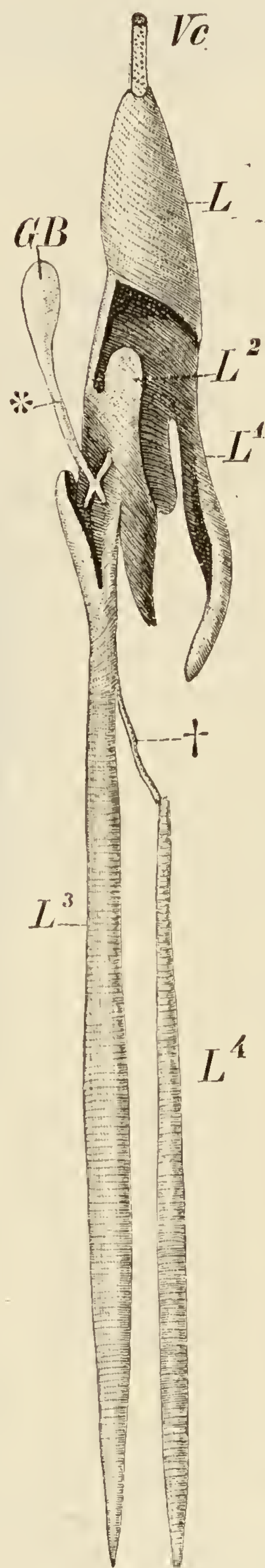


Fig. 450.

Fig. 449. Leber und Darmcanal von Polypterus. (Erwachsenes Exemplar.)
P Gegend des Pylorus, *PR* Pylorusrohr, *Ap* Einzige Appendix pylorica, *M* Magen, *MD* Mitteldarm, *ED* Enddarm, *A* Anus, in dessen Nähe die Pori abdominales und die Urogenitalorgane münden. L—L^3 die verschiedenen Leberlappen, *GB* Gallenblase.

Fig. 450. Leber von Polypterus, isolirt.
L—L^4 die einzelnen Leberlappen, *GB* Gallenblase mit ihrem Ausführungsgang (*), † ein starker Gallencanal, vermittelst dessen die beiden hinteren Leberlappen L^3 und L^4 zusammenhängen, *Vc* Vena cava. Ueber die genaueren Details vergl. den Text.

Polypterus. Sie besitzt offenbar einen paarigen Charakter, die beiden gleich grossen Seitenhälften sind aber in der Längsrichtung durch die starke, nach vorne an Stärke zunehmende Vena cava enge mit einander verbunden.

Die Leber bedeckt ventralwärts den ganzen Magen und ragt bis zum Beginn des hinteren Rumpfdrittels nach rückwärts. Hier an ihrem Hinterende liegt die ausserordentlich grosse Gallenblase.

War die Leber des Polypterus von heller, braungrüner Farbe, so ist diejenige von Lepidosteus tief schwarzgrün und dasselbe gilt auch für Amia. Sie ist bei letzterem Thier zweilappig, und konnten wir schon für die Gallenblase der übrigen Ganoiden überaus grosse Dimensionen constatiren, so ist sie hier geradezu von monströser Grösse. Sie liegt vollkommen frei (Wiedersheim).

Was die Leber der Teleostier betrifft, so handelt es sich, wie oben schon hervorgehoben wurde, entweder um eine zwei- oder dreilappige Form, wie z. B. bei Gadus lota und Silurus glanis, oder sie stellt eine unpaare, an ihren Rändern mehr oder weniger eingeschnittene oder auch ähnlich, wie bei Polypterus, vielfach zerschlissene Masse dar.

In letzterem Fall senken sich die zahlreichen Lappen zwischen die Darmschlingen ein, wie z. B. bei Cyprinus carassius.

Die Farbe und Form unterliegt den grössten Schwankungen und es lassen sich hierüber keine festen Regeln aufstellen.

Die im Allgemeinen nicht so massig, wie bei Ganoiden, entfaltete Gallenblase kommt allen Teleostiern zu und liegt in der Regel mehr oder weniger frei, seltener ist sie in die Lebersubstanz eingesenkt. Ihre Form unterliegt sehr vielen Schwankungen [1]) und dasselbe gilt auch für das Verhalten der Gallengänge.

Bei Dipnoërn und speciell bei Protopterus kann man, ähnlich wie bei Myxinoiden, eine vordere und hintere Leber unterscheiden, allein beide Abschnitte sind hier nicht vollständig von einander getrennt, wenn auch die zwischen ihnen befindliche, die grosse Gallenblase einschliessende Incisur sehr tief einschneidet. Die Leber liegt auf der rechten Seite des Vorderdarmes und kommt auch noch eine Strecke weit ventral davon zu liegen.

b) AMPHIBIEN.

Was ich oben schon von der Anpassung der Leber an die Leibesform gesagt habe, gilt auch ganz besonders für die Amphibien. So begegnen wir einer langen, bandartig-schmalen Leber bei sämmtlichen Ichthyoden und Derotremen mit Ausnahme von Menopoma (Fig. 451) und Cryptobranchus. Bei den beiden letzteren ist sie, der plumpen, breiten Leibesform entsprechend, mehr in die Quere entwickelt und ist deutlich zweilappig. Von den beiden Lappen zeichnet sich der rechte vor dem linken durch seine Grösse aus. An seinem hinteren Rand tritt die mässig grosse Gallenblase frei zu Tage.

Die Leber von Menobranchus (Fig. 452) ist etwas schlanker,

1) Sie ist entweder kugelig oder birnförmig oder mehr cylindrisch. Bei Scomberiden und einigen andern Fischen besitzt die Gallenblase eine gefässartige Form und ist so lang ausgezogen, dass sie sich durch den grössten Theil der Länge der Bauchhöhle bis in die Nähe des Afters erstreckt (Stannius).

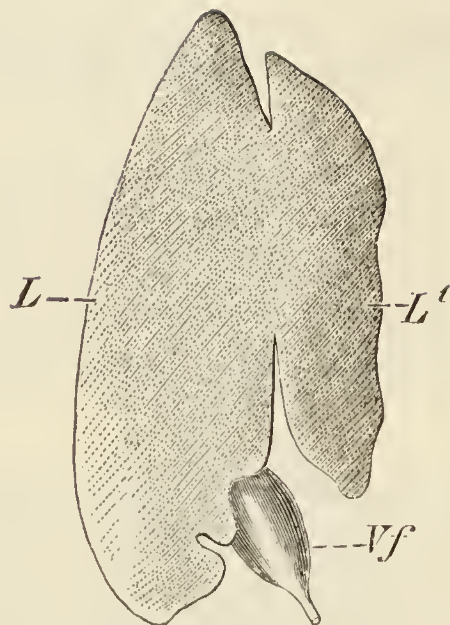


Fig. 451. Leber von Menopoma.

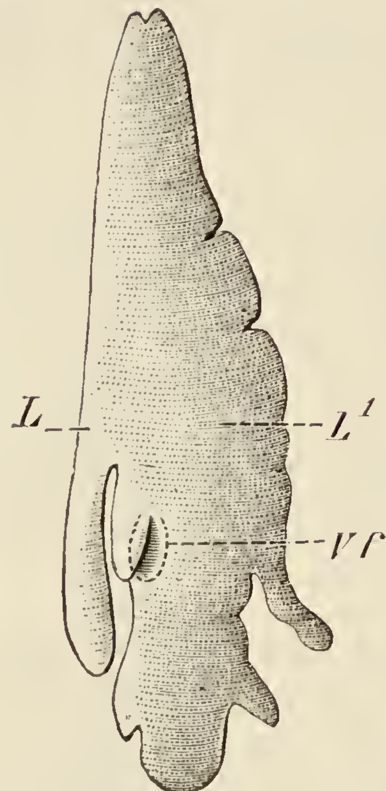


Fig. 452. Leber von Menobranchus.

L L[1] Rechter und linker Leberlappen, *Vf* Vesica fellea.

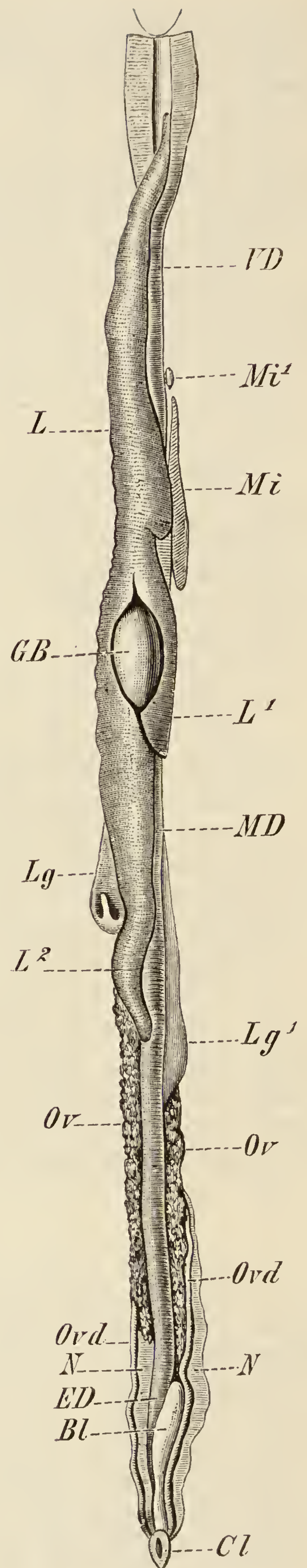


Fig. 453.

nach hinten bis zur Mitte der Leibeshöhle ausgedehnt und in derselben Richtung immer mehr an Breite zunehmend. Dabei ist ihr hinterer Rand stark gelappt und ihr linker Rand eingekerbt.

Bei Siren lacertina tritt der zweilappige Charakter der Leber wieder deutlich hervor, allein der schmalen schlangenartigen Leibesform entsprechend, kommt nur der eine, und zwar der rechte Lappen zu starker, eine Länge von 20—25 Centim. erreichender Entwicklung. Der linke Lappen ist nur 2—3 Centim. lang. Der rechte Lappen, welcher noch bis in das hinterste Leibesdrittel sich hineinerstreckt, ist bandartig schmal und besitzt ungefähr in seiner Längenmitte eine tiefe Incisur zur Aufnahme der monströsen Gallenblase. Dieser Umstand ist wichtig, weil wir daraus erkennen, dass die bei Proteus (Fig. 453) unpaare, spindelförmige Lebermasse, welche an derselben Stelle ebenfalls jene Incisur für die Gallenblase besitzt, nicht der ganzen Leber der übrigen Urodelen, sondern nur dem rechten Lappen derselben entspricht (Wiedersheim) und dasselbe gilt wohl auch für die unpaare, lange Leber von Amphiuma.

In ihrem Lauf nach rückwärts bedeckt die

Fig 453. Situs Viscerum von Proteus anguineus.

VD Vorderdarm, *MD* Mitteldarm, *ED* Enddarm, *L* vorderer-, *L*[1] linker-, *L*[2] hinterer Leberlappen. In einem Ausschnitt von *L* und *L*[1] liegt die grosse Gallenblase *GB*, *Mi Mi*[1] Milz, *Bl* Harnblase, *Cl* Cloake, *Ov Ov* Ovarien, *Ovd Ovd* Oviducte, *NN* Nieren, *Lg* Rechte-, *Lg*[1] Linke Lunge.

Leber bei allen Urodelen ein mehr oder weniger grosses Stück des Tractus intestinalis, wie vor Allem den grössten Theil des Magens von der rechten Seite her.

Die Leber der Gymnophionen schliesst sich aus obgenannten Gründen aufs engste an diejenige der Ichthyoden und von Amphiuma an, d. h. sie besitzt dieselbe langgestreckte Gestalt. Dabei ist sie, wie z. B. bei Siphonops indistinctus und bei Coecilia lumbricoides, bandartig, nach hinten zu beharrlich sich verschmälernd und nur an ihrem linken Rand eingekerbt. Die mässig grosse Gallenblase liegt ganz ähnlich wie bei Proteus und Siren in einer

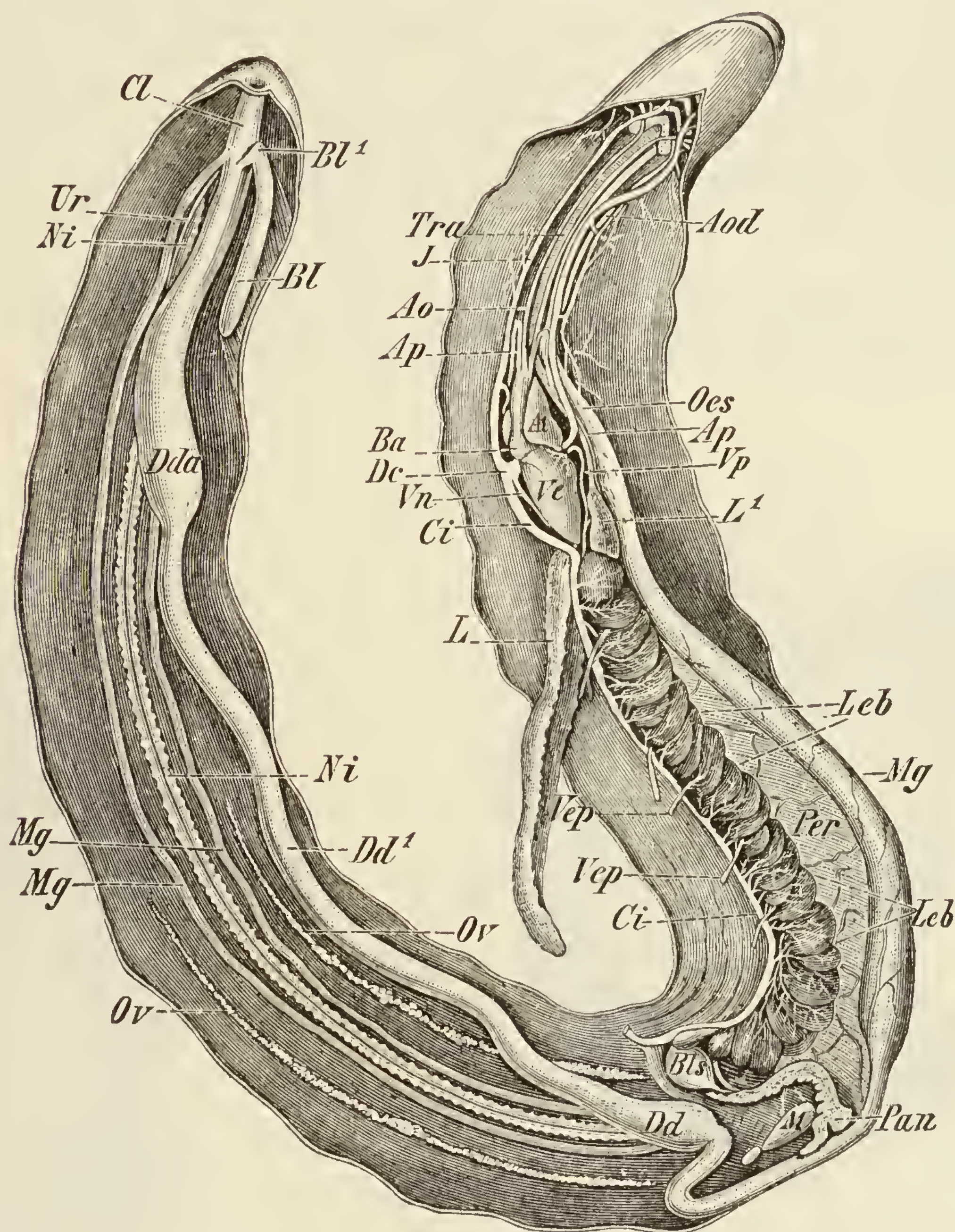


Fig. 454. Der gesammte Situs viscerum von Siphonops annulatus (♀). Die Körperdecken sind in der ventralen Mittellinie geschlitzt und nach beiden Seiten auseinandergelegt.

Tractus intestinalis: *Oes* Oesophagus, *Mg* Magen, *Dd Dd*¹ Mitteldarm, *Dda* Enddarm, *Cl* Cloake, *Bl Bl*¹ der vordere grössere und der hintere kleinere Zipfel der Harnblase, *Leb* Leber, *Bls* Gallenblase, *Pan* Pankreas, *M* Milz, *Per* Peritoneum (Ligamentum gastro-hepaticum).

Urogenitalorgane: *Ov Ov* Ovarien, *Mg Mg* Müller'sche Gänge = Oviducte, *Ni Ni* Niere, *Ur* Ureter.

Respirationssystem: *L* Rechte, wohl ausgebildete, *L*¹ linke rudimentäre Lunge, *Tra* Trachea.

Circulationssystem: *Ve* und *At* Ventrikel und Atrium des Herzens, *B* Conus arteriosus, *Ao* Aorta ascendens der rechten Seite; die der linken Seite ist nicht besonders bezeichnet, *Aod* Aorta descendens der linken Seite, *Ap Ap* Arteria pulmonalis, *Vp* Vena pulmonalis, *Vn* Vene, welche das Blut aus dem Urogenitalsystem, aus der Muskulatur des Rückens und aus dem Wirbelcanal zum Herzen führt, *J* Vena jugularis, *Ci* Vena cava inferior, *Dc* Ductus Cuvieri, *Vep Vep* Vena portarum.

Incisur, etwas hinter der Mitte und es ergeben sich deshalb für die morphologische Deutung des Organs ganz dieselben Gesichtspunkte wie dort (Wiedersheim).

Es ist auffallend, dass bei einem so nah verwandten Thier, wie Siphonops annulatus, die Leber von der eben geschilderten Form ausserordentlich abweicht. Es handelt sich nämlich hier um ein, in 29—47 scheibenförmige, dachziegelartig sich deckende Lappen zerfallendes Organ (Fig. 454, *Leb*) und bei Epicrium findet sich sogar eine noch ungleich grössere Zahl von Lappen. Zugleich sind letztere viel zierlicher und dichter zusammengeschoben, als dort. Im Bereich der hintersten Lappen liegt die grosse Gallenblase (Fig. 454, *Bls*). Diese reiche Lappung der Leber steht offenbar mit der Art der Fortbewegung dieser Thiere im Einklang und man kann sich dabei gut vorstellen, wie sich die einzelnen Lappen, wie die Schuppen eines Panzers übereinander schieben. Dadurch wird eine viel bedeutendere Krümmungsfähigkeit des Körpers erreicht, als dies der Fall wäre, wenn die Leber eine einzige ungelappte, compacte Masse sein würde.

Wie bei Amphiuma, so zieht auch bei den Gymnophionen am linken Leberrand die Vena cava inferior nach vorne zum Herzen.

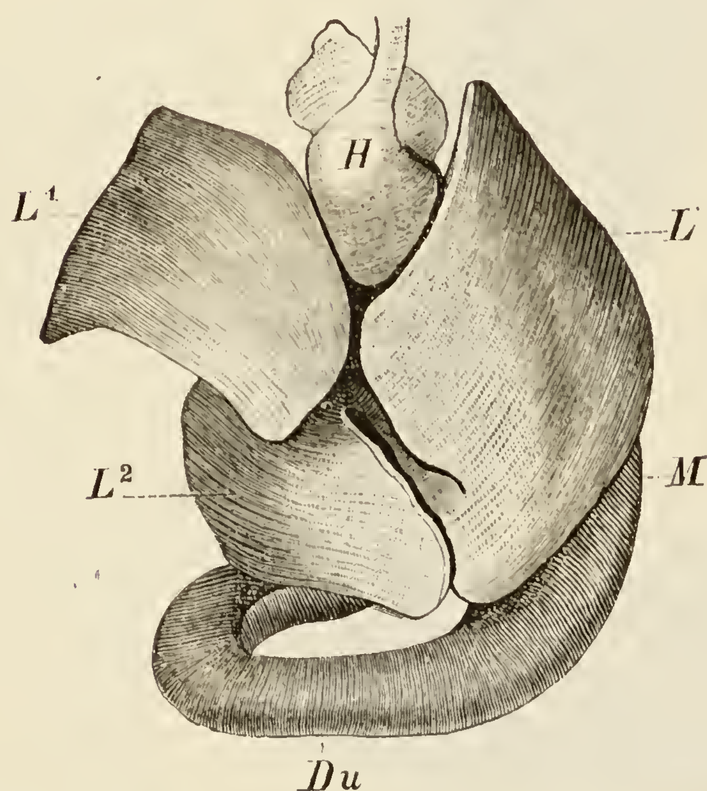


Fig. 455.

Fig. 455. Leber von Rana esculenta, von der Ventralseite gesehen.

L, L^1, L^2 Die verschiedenen Leberlappen, *M* Magen, *D* Duodenum, *H* Herz.

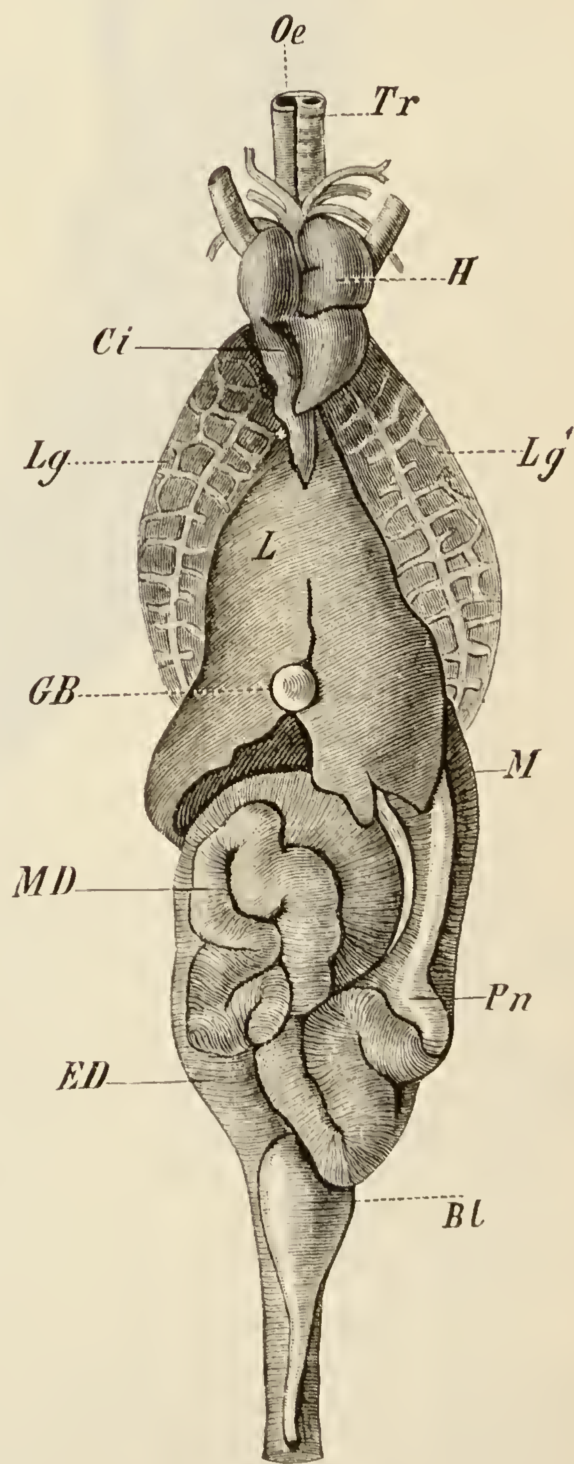


Fig. 456.

Fig. 456. Situs viscerum von Lacerta agilis.

Oe Oesophagus, *M* Magen, *P* Pylorusgegend, *MD* Mitteldarm, *ED* Enddarm, *L* Leber, *GB* Gallenblase, *Pn* Pankreas, *Bl* Harnblase, *Lg* Lg^1 die beiden Lungen mit ihrem Gefässnetz, *H* Herz, *Ci* Vena cava inferior, *Tr* Trachea.

Bei den Salamandrinen begegnen wir einer ähnlichen Leberform wie bei Menopoma, doch ist sie etwas schlanker, nimmt gewöhnlich die zwei vorderen Drittel des Coeloms ein, ist deutlich zweilappig und an ihren Rändern nur wenig eingekerbt.

Der Leibesform entsprechend ist die Leber der Anuren (Fig. 455, *L*—L^2) viel massiger und mehr in die Breite entwickelt, d. h. nicht mehr so schlank wie diejenige der bereits betrachteten Amphibien. In frischem Zustand repräsentirt sie ein lebhaft braunrothes, die ganze Oberbauchgegend und einen grossen Theil der Brustgegend einnehmendes Organ, an dem man in der Regel zwei Hauptlappen, einen rechten und linken, unterscheiden kann. Gewöhnlich wird letzterer durch eine mehr oder weniger tiefgehende Incisur wieder in zwei Lappen getheilt und nicht selten kommen noch einige kleinere secundäre Lappen hinzu. Bei den Aglossa sind die 2—3 Leberlappen, ganz ähnlich wie bei Myxinoiden und Torpedo nur durch Peritoneum, nicht durch Lebersubstanz verbunden. In den Ausschnitt zwischen den beiden Vorderenden des linken und rechten Leberlappens (*L*, L^1) ist das Herz (*H*) eingelassen.

Die mässig grosse Gallenblase (Fig. 462, *G*) liegt an der unteren Leberfläche, wo sie durch Bindegewebe fixirt ist, frei zu Tage; ihr Sekret ist lebhaft saftgrün.

c) REPTILIEN.

Auch hier tritt der Einfluss der Leibesform wieder deutlich zu Tage und im Allgemeinen bildet die zweilappige Form den Grundtypus.

Bei Lacertiliern liegt die kegelartige, nach vorne sich verjüngende, nach hinten sich verbreiternde Leber zwischen der Herzspitze und der Curvatur des Enddarms. Sie ist ventral stark convex, am hinteren Rand etwas eingekerbt und lässt die Gallenblase frei zu Tage treten. Letztere gewinnt bei Reptilien bei weitem nicht mehr jene excessive Entwicklung, wie sie uns bei Fischen und auch noch bei Siren lacertina begegnet ist. Auch die Leber selbst erreicht im Verhältniss zum Körper lange nicht mehr jene starken Dimensionen, wie sie da und dort bei den Anamnia vorkommen, aber hier wie dort bedeckt sie ein grösseres oder kleineres Stück des Magens. Am vorderen Leberende tritt die Cava inferior zu Tage. Bei den Crocodiliern umgreift die relativ kleine Leber (Fig. 457, *L*, L^1) das weit nach hinten gerückte Herz und dorsal von ihm hängen die beiden Leberlappen durch eine Commissur aus Lebersubstanz zusammen. Die Gallenblase liegt dem rechten Lappen an.

Bei den Schildkröten (Fig. 558) ist die Leber verhältnissmässig grösser als bei den übrigen Reptilien, stets zweilappig und in die Breite entwickelt. Die beiden Seitenhälften umgreifen das Herz noch viel weiter als bei Crocodiliern, sind aber wie dort dorsalwärts von ihm durch eine einfache oder mehrfache Substanzbrücke miteinander verbunden.

Die freiliegende oder in die Lebersubstanz eingebettete Gallenblase ist sehr gross. Sie liegt im Bereich des rechten Leberlappens.

Die langgestreckte Form der Ophidierleber wird schon bei fusslosen Sauriern und bei Amphisbaenen angebahnt. Bei letzterer Thiergruppe macht das Organ mit der Cava inferior nach hinten zu eine spiralige Drehung und umwickelt dabei die vordere Hälfte des Magens von der rechten Seite her; nach links hin umgreift sie

den hinteren Theil der Lunge (Fig. 459, *L*). An ihrem Hinterende zieht sie sich in einen langen, fadenartigen Fortsatz (L^1) aus und an seinem Ende hängt, ganz frei, nur durch einen Ductus hepaticus (*Gg*) mit der Leber verbunden die Gallenblase (*GB*). Auch dieser Umstand erinnert an die Verhältnisse der Ophidier, bei denen die Gallenblase weit entfernt vom hinteren Leberende, am Beginn des Mitteldarmes gelegen ist. Mit dem langen Ductus hepaticus ist die Gallenblase ganz wie bei Amphisbaenen durch einen Ductus cysticus verbunden.

Die Leber der Ophidier entbehrt aller tieferen Einschnitte, so

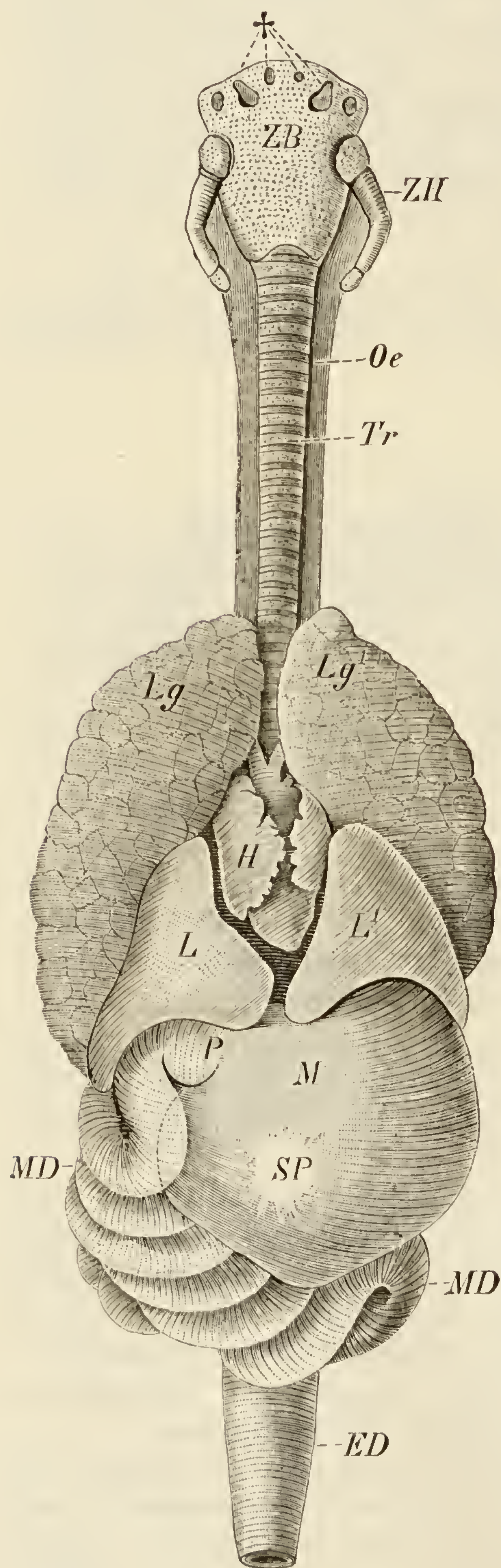


Fig. 457.

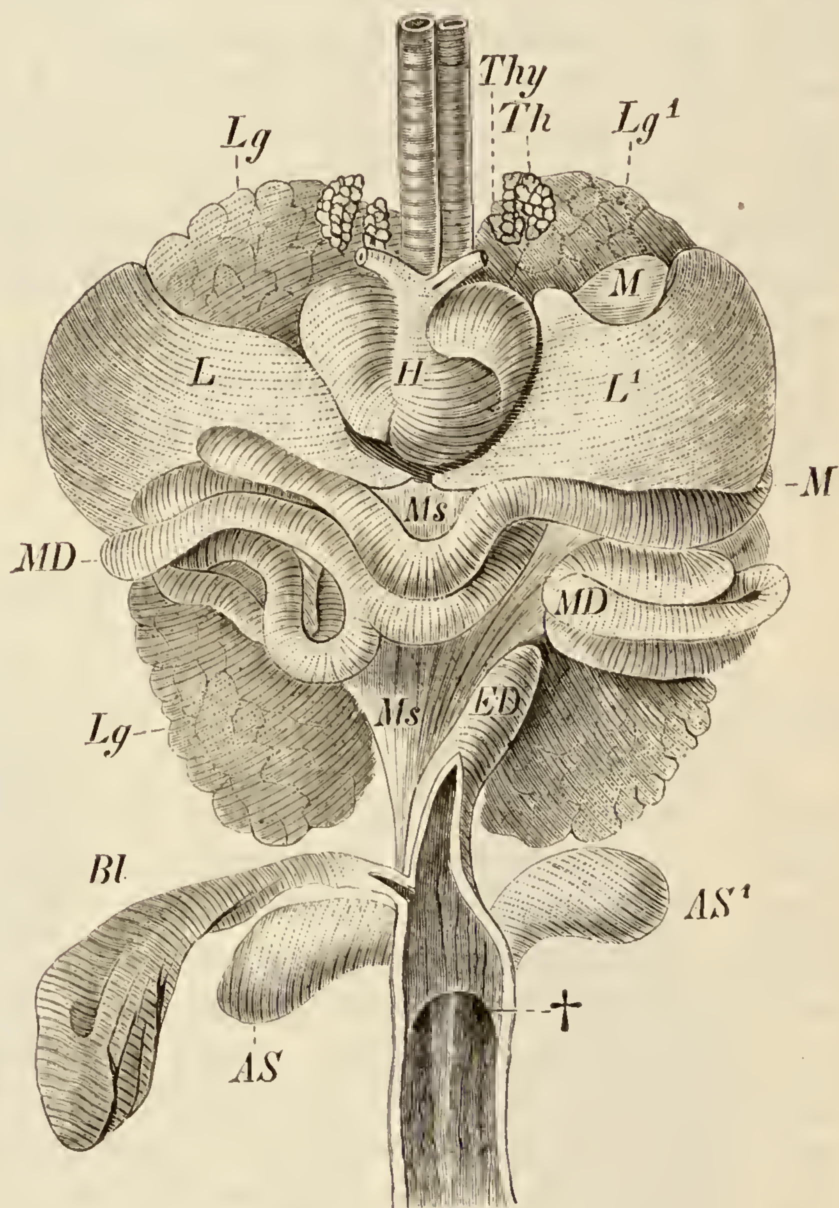


Fig. 458.

Fig. 457. Situs viscerum von Alligator. *Oe* Oesophagus, *M* Magen, *SP* Sehnenplatte desselben, *P* Pylorusgegend, *MD*, *MD* Mitteldarm, *ED* Enddarm, *L*, L^1 Rechter und linker Leberlappen, welche dorsal vom Herz miteinander verbunden sind, *H* Herz (Auricula cordis), *Lg*, Lg^1 Rechte und linke Lunge, mässig aufgeblasen, *Tr* Trachea, *ZB* Zungenbeinkörper bei † perforirt, *ZH* Zungenbeinhörner.

Fig. 458. Gesammter Situs von Emys europaea.

Th und *Thy* Glandula thyreoidea und Thymus, neben welchen der Oesophagus und die Trachea herabziehen (in der Figur nicht bezeichnet), *Lg*, Lg^1 Lungen, *H* Herz, *L* L^1, die Leber, *M*, *M* der Magen, welcher sowohl oben als unten den linken Leberlappen überragt, *MD*, *MD* Mitteldarm, an dem Mesenterium *Ms* suspendirt, *ED* Enddarm ventralwärts aufgeschnitten, *Bl* Harnblase collabirt, † Eingang in die Analsäcke *AS*, *AS*.

dass sie z. B. bei der Ringelnatter gänzlich ungelappt und glattrandig erscheint. Sie ist vorne und hinten zugespitzt, liegt rechts vom Vorderdarm und nimmt ihren Anfang mehr oder weniger weit vom Herzen entfernt. Sie sowohl wie die Leber der Amphisbaenen entspricht nicht der ganzen Leber der übrigen Reptilien, sondern nur dem rechten Lappen derselben.

d) VÖGEL.

Hier ist die Leber, ganz ähnlich wie bei Crocodiliern, zweilappig und umgreift, wie dort, das Herz. Ebenso sind die beiden Lappen dorsalwärts von letzterem brückenartig verbunden. Die, zuweilen eine stattliche Grösse erreichende Gallenblase liegt stets im Bereich des rechten Leberlappens und zwar an dessen medialer und theilweise dorsaler Fläche (Anas boschas). Sie ist entweder rundlich, birn- oder wurstförmig.

Die Angabe, dass taubenartige Vögel keine Gallenblase besitzen, ist nur zum Theil richtig, denn sie findet auf Carpophaga, Lopholaemus und Ptilonopus keine Anwendung. Auch bei Kakadus findet sieh eine, wenn auch zuweilen sehr kleine Gallenblase (Garrod).

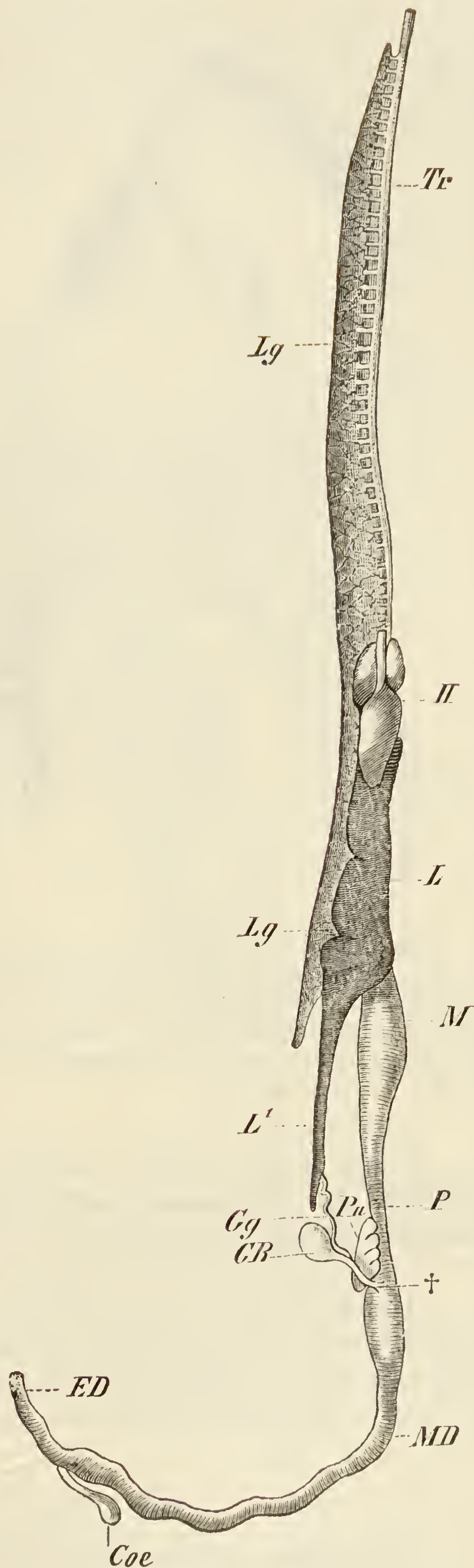


Fig. 459. Situs viscerum von Amphisbaena fuliginosa. *M* Magen, *P* Stelle des Pylorus, *MD* und *ED* Mitteldarm und Enddarm, des Platzmangels wegen absichtlich von der Längsaxe nach links umgebogen, *Coe* Coecum, *L* Leber, die sich nach hinten bei L^1 in einen schmalen Fortsatz verlängert, aus welchem der Gallengang *Gg* hervortritt, *GB* Gallenblase, † Einmündung des Ductus choledochus in den Darm, *Pn* Pankreas, *H* Herz, *Tr* Trachea, *Lg Lg* Lunge.

e) SÄUGER.

Auch hier bildet die zweilappige Leberform bis zum Menschen hinauf die Grundform und wenn, wie z. B. bei Echidna, bei Bradypus, bei Nagern, Insectivoren, Carnivoren, Affen und anderen, mehr Leberlappen (beim Hund und Wiesel z. B. 6—7) vorhanden sind, so sind sie doch nur immer als secundäre Abspaltungen zweier Hauptlappen aufzufassen.

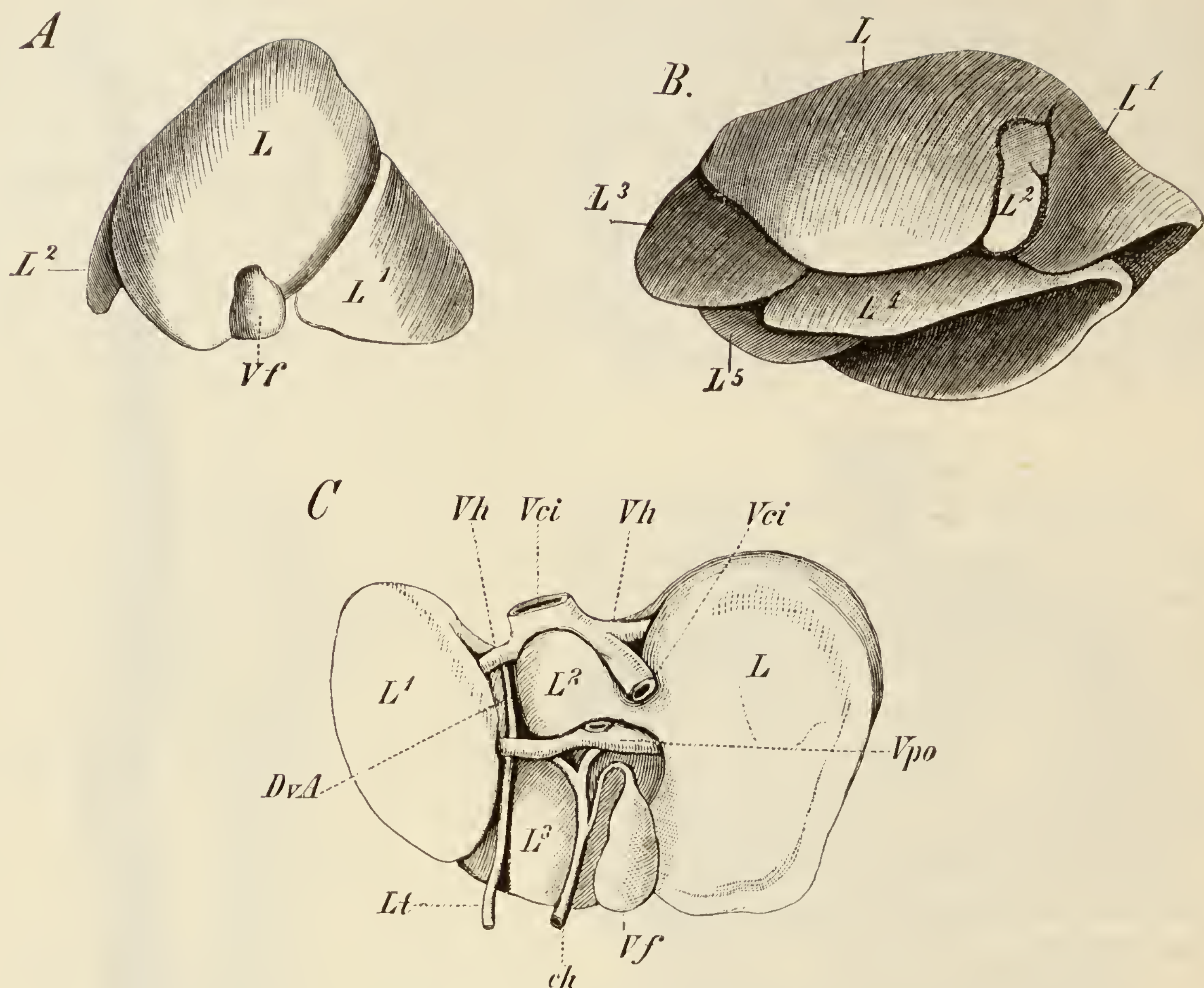


Fig. 460. Drei Säugethierlebern *A* von Bradypus trid., *B* von der Ratte, *C* vom Menschen, *L*—*L*⁵ die verschiedenen Leberlappen, *Vf* Vesica fellea, *ch* Ductus choledochus. In Fig. *C* bezeichnet *L* den rechten-, L^1 den linken-, L^2 den Spigelschen-, L^3 den viereckigen Lappen. *Vpo* Vena portarum, *Vci*, *Vci* Vena cava inferior, in welche sich die Lebervenen *Vh Vh* einsenken, *Lt* Ligamentum teres (obliterirte Nabelvene), *DvA* Ductus venosus Arantii.

Stets macht sich auch hier die Prävalenz des rechten Lappens geltend. Im Allgemeinen aber kommt solchen Thieren, welche eine fettreiche Nahrung geniessen, eine grössere Leber zu. Wir werden sie also bei Carnivoren im Allgemeinen grösser finden als bei Herbivoren.

Die Gallenblase kommt durchaus nicht allen Säugethieren zu; so fehlt sie z. B. den Einhufern, den Cetaceen, den Hirschen, Tylopoden, vielen Nagern und mehreren Antilopen. Wahrhaft monströs entwickelt finde ich sie bei Echidna.

Gallenausführungsgänge.

Sie zeigen in der Wirbelthierreihe eine ausserordentliche Variabilität, lassen sich aber bezüglich ihrer Anordnung in folgende Hauptgruppen zerlegen.

In der Regel treten ein oder zwei Ductus hepatici aus der Leber hervor und verbinden sich zu einem, in den Anfang des Mitteldarmes einmündenden Ductus hepato-entericus. Auf dem Wege dahin nimmt dieser noch einen von der Gallenblase kommenden Ductus cysticus auf und der zwischen dieser Einmündungsstelle und dem Darm liegende Abschnitt des Ductus hepato-entericus wird dann als Ductus choledochus bezeichnet.

Diese Einrichtung finden wir schon bei Myxinoiden und ich habe davon oben schon kurz Erwähnung gethan. Derselbe Modus findet sich aber auch noch bei zahlreichen, den verschiedensten Klassen angehörigen anderen Thieren, wie z. B. bei Gymnophionen (Fig. 454) und bei den meisten Säugern, sowie beim Menschen.

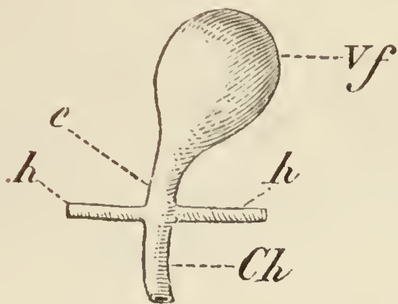


Fig. 461.

Fig. 461. Gallenblase und Gallengänge der Myxinoiden.

Vf Vesica fellea, *c* Ductus cysticus, *hh* Ductus hepatici, *Ch* Ductus choledochus.

Fig. 462.

Fig. 462. Pankreas und Gallensystem von Rana esculenta.

L — L^3 Die verschiedenen Leberlappen gegen den Kopf zurückgeschlagen, so dass ihre dorsale Fläche frei liegt, *G* Gallenblase, *Dcy* Ductus cystici, welche mit den Ductus hepatici *Dh* ein Netzwerk formiren, aus dem schliesslich drei Sammelgänge (3) hervorgehen, welche sich zum Hauptausführungsgang *Dc* vereinigen. Letzterer durchzieht die Substanz des Pankreas (*P*), nimmt bei Dh^1 weitere Ductus hepatici und bei P^1 die Ductus pancreatici auf. Bei Dc^1 verlässt er die Substanz des Pankreas, wird frei und mündet bei D^2 in das Duodenum (D^2). Letzteres ist durch das Ligamentum hepato-duodenale (*Lhp*) an die Leber (L^3) befestigt. *M* Magen, *Py* Pylorusgegend.

In andern Fällen ist die Anzahl der Ductus hepatici noch grösser und sie können dann unter sich sowohl wie mit dem Ductus

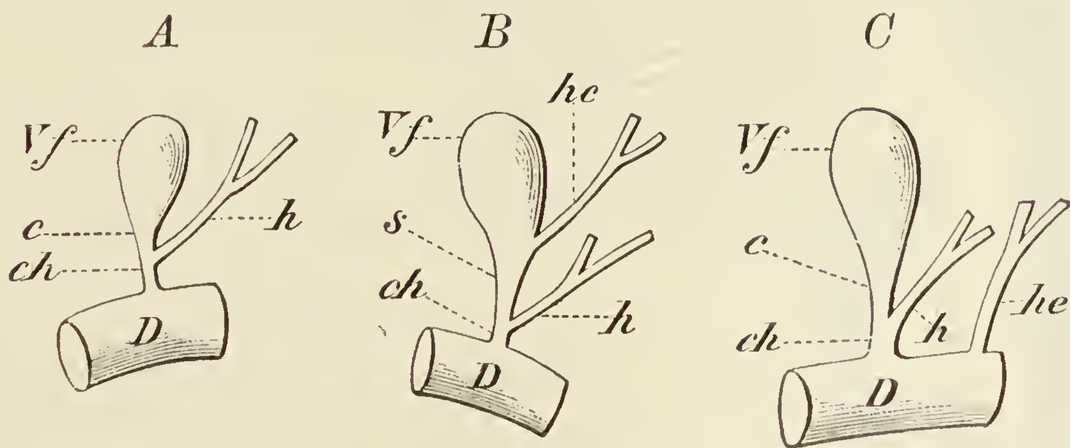


Fig. 463. *A, B, C.* Verschiedene Modificationen des Gallenausführungs-Systems.

D Duodenum, *Vf* Vesica fellea, *c* und *s* Ductus cysticus, *h* Ductus hepaticus, *ch* Ductus choledochus, *hc* Ductus hepato-cysticus, *he* Ductus hepato-entericus.

cysticus Netze erzeugen und wohl auch an verschiedenen Stellen in den Ductus hepato-entericus einmünden. So verhält es sich z. B. bei Anuren und speciell bei Rana esculenta (Fig. 462, *Dh*, *Dcy*, 3). Ganz dasselbe gilt auch für Lacerta und hier wie dort kann der Ductus choledochus die Substanz des Pankreas durchsetzen und dabei den Ductus Wirsungianus aufnehmen, so dass beide mit einer gemeinsamen Oeffnung auf einer Papille oder Falte des Darmes ausmünden.

Ausser dem Ductus choledochus können auch noch eigene Ductus hepato-cystici und hepato-enterici, welch' letztere den Darm für sich durchbohren, vorhanden sein; so z. B. bei manchen Fischen. Wieder in andern Fällen existirt ein von der Blase direkt in den Darm mündender Ductus cystico-entericus u. s. w. (Fig. 463).

Bauchspeicheldrüse.

Fast gleichzeitig mit der Leber und ganz in der Nähe ihres Entstehungspunktes bildet sich die Bauchspeicheldrüse oder das Pankreas. Wie die Leber, so nimmt auch dieses Organ seinen Anfang als eine divertikelartige Ausstülpung des Darmepithels d. h. des Entoderms (vergl. Fig. 445, *p*). Von dem anfangs einfachen Divertikel sprossen bald solide oder hohle Drüsenschläuche ins umgebende mesoblastische Gewebe, d. h. in das Mesenterium hinein und werden von reichlichen Blutgefässnetzen durchwachsen.

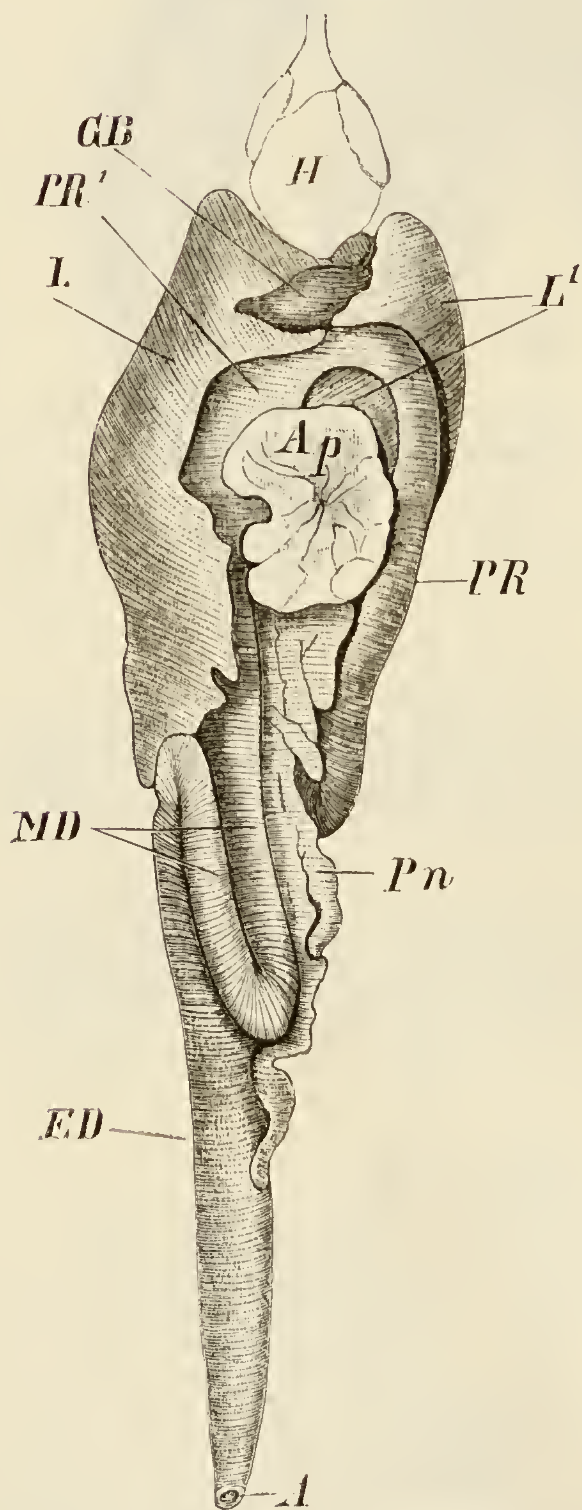


Fig. 464. Gesammter Situs vom Stör. *H* Herz, *L L*[1] Leber, *GB* Gallenblase, *PR*, *PR*[1] Pylorusrohr, *Pn* Pankreas, *MD* Mitteldarm, *ED* Enddarm, *A* Anus.

Der Ausgangspunkt vom Darm entspricht der Einmündung des späteren Ductus Wirsungianus, der bei der weiteren Entwicklung des Organs immer mehr ausgezogen wird und in den die seitlichen Drüsenschläuche einmünden. Mit Ausnahme weniger Fische wie z. B. der Cyclostomen[1]) und mancher Teleostier scheint das Pankreas sämmtlichen Wirbelthieren zuzukommen und überall steht es mit dem Anfangsstück des Mitteldarmes in Verbindung.

Bei Selachiern liegt es in unmittelbarer Nähe der Milz und besteht entweder aus einem einfachen oder aus

1) Ob die schon bei der Besprechung des Mitteldarmes erwähnte, siegelringförmige Drüsenmasse der Petromyzonten einem Pankreas entspricht, müssen weitere Untersuchungen darthun.

zwei, brückenartig verbundenen Drüsenlappen. Bei Acipenser (Fig. 464, *Pn*) ist es sehr lang, am freien Rand mehrfach gelappt und der ersten Schlinge des Mitteldarmes (*MD*) fest angewachsen. Da es bei der Umbiegung der Darmschlinge dorsalwärts zu liegen kommt, so ist es auf der Figur nicht in seiner ganzen Ausdehnung zu überschauen.

Bei den übrigen Ganoiden ist ein Pankreas bis jetzt noch nicht nachgewiesen.

Unter den Teleostiern erreicht es bei Welsen eine sehr beträchtliche Entwicklung und dasselbe gilt auch für Esox und Muraena anguilla (Stannius). Sein Ausführungsgang ist in der Regel dem Ductus choledochus enge angeheftet und letzterer durchsetzt bei Esox seine Substanz.

Bei allen Amphibien liegt es in Form eines platten, gelappten, bandartig flachen Körpers dem Duodenum enge angewachsen und wird durch eine Bauchfellfalte wie in einem Rahmen suspendirt erhalten, so dass dadurch das Lumen seines Ausführungsganges garantirt wird und das Sekret stets unbehindert abfliessen kann. Am besten illustriren dies die Verhältnisse von Rana esculenta, wo sich sein Ausführungsgang in den Ductus choledochus einsenkt (Fig. 465). (Man vergleiche auch Fig. 453).

Bei Menobranchus ist das Pankreas nicht nur an die dorsale Circumferenz des Mitteldarmes, auf dem es gewissermaassen reitet, sondern auch an die concave (dorsale) Leberfläche angewachsen. Dabei zerfällt es durch tief einschneidende Incisuren in zahlreiche, fast sternartig auseinanderfahrende Lappen, deren längster unter fadenartiger Verschmälerung weit nach hinten sich erstreckt.

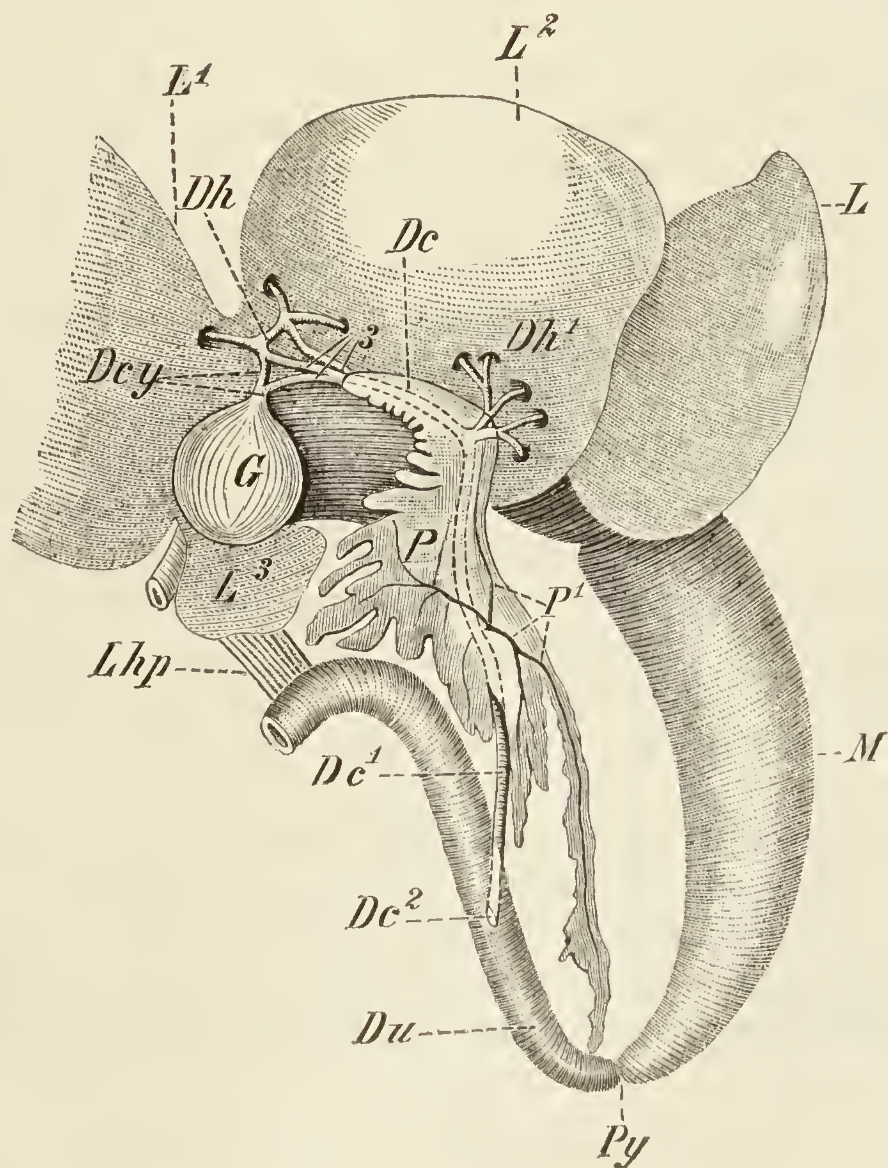


Fig. 465. Pankreas und Gallensystem von Rana esculenta.

L — L^3 Die verschiedenen Leberlappen gegen den Kopf zurückgeschlagen, so dass ihre dorsale Fläche frei liegt, *G* Gallenblase, *Dcy* Ductus cystici, welche mit den Ductus hepatici *Dh* ein Netzwerk formiren, aus dem schliesslich drei Sammelgänge (3) hervorgehen, welche sich zum Hauptausführungsgang *Dc* vereinigen. Letzterer durchzieht die Substanz des Pankreas (*P*), nimmt bei Dh^1 weitere Ductus hepatici und bei P^1 die Ductus pancreatici auf. Bei Dc^1 verlässt er die Substanz des Pankreas, wird frei und mündet bei Dc^2 in das Duodenum (*Du*). Letzteres ist durch das Ligamentum hepato-duodenale (*Lhp*) an die Leber (L^3) befestigt. *M* Magen, *Py* Pylorusgegend.

Bei Siren lacertina sowie bei Proteus vermochte ich kein Pankreas aufzufinden; bei Amphiuma liegt es als ein dünnes, schmales, fein gelapptes Band dem Duodenum innig an und dasselbe gilt für Menopoma und alle Salamandrinen.

Auch das Pankreas der übrigen höheren Wirbelthiere stimmt damit in formaler und topographischer Beziehung im Wesentlichen überein. Bei Lacertiliern geht ein Seitenzweig ab, der quer gerichtet und mit der Milz verlöthet ist. (Bei Anguis fehlt diese Verbindung.) Das die Bauchspeicheldrüse und die Gallengänge umgebende Bindegewebe enthält glatte Muskelfasern (Leydig). Bei fleischfressenden Schildkröten soll das Pankreas im Allgemeinen viel breiter und dicker sein als bei pflanzenfressenden.

Oft besitzt das Pankreas mehrere Ausführungsgänge [1]), so bei gewissen Schildkröten (Emydeen), bei Crocodiliern, Vögeln und manchen Säugethieren. Bei letzteren, und zwar vor Allem bei manchen Nagern, kann das Pankreas durch grobe Lappung eine grosse Ausbreitung erfahren (Lepus cuniculus).

Vergleichende Zusammenfassung der im vorigen Capitel über die Organe der Ernährung gewonnenen Resultate.

Wir sahen das Darmrohr sämmtlicher Wirbelthiere aus zwei Keimblättern sich aufbauen, aus dem **Entoderm** und aus dem **Mesoderm.** Ersteres liefert die für den Tractus intestinalis specifischen Elemente, die secernirenden und resorbirenden Epithelien der Mucosa und ihrer Derivate (Drüsen), letzteres dagegen die die Schleimhaut von aussen umhüllenden Muskel- und Bindegewebslagen sammt den Gefässen. Auf den ersteren, sowie auf den, indirect vom Ektoderm stammenden nervösen Elementen beruht die Bewegungsfähigkeit des Darmes. Die Nerven stammen vom sympathischen und cerebrospinalen System, obgleich das letztere eine weit untergeordnetere, im Allgemeinen auf die Eingangs- und Ausgangsöffnung, sowie auf den Vorderdarm beschränkte Rolle spielt. Die oben genannten Ostia cutanea, **Os** und **Anus,** mittelst deren das Darmrohr mit der Aussenwelt in Beziehung steht, bilden sich erst secundär, insofern der Verdauungscanal, nachdem er sich durch Bildung der Kopf-, Schwanz- und Seitenfalten vom Dottersack abgeschnürt und seine postanale Verbindung mit dem Neuralcanal verloren hat, ursprünglich einen ganz einfachen, in der Körperlängsachse verlaufenden, cylindrischen Schlauch darstellt, welcher an seinem Vorder- und Hinterende blind geschlossen und durch das Bauchfell an der Ventralseite der Chorda dorsalis aufgehängt ist. Kommt es später zu einer Krümmung des Darmes oder gar zu Schlingenbildungen desselben, so ist dies auf eine Incongruenz zwischen seiner eigenen Wachsthums-Intensität und derjenigen des Körpers zurückzuführen.

Durch einen, in engstem Connex mit der Natur, der Aufnahme, der Verarbeitung und Ausführung der Nahrung stehenden Differenzirungsprocess zerfällt der Darm der meisten Wirbelthiere in drei grosse,

1) Einer davon confluirt dann in der Regel mit dem Ductus hepato-entericus.

äusserlich mehr oder weniger deutlich von einander abgegrenzte Abschnitte, die man als **Vorder-, Mittel-** und **Enddarm** bezeichnet. Innerlich sind sie in der Regel durch klappenartige Bildungen von einander geschieden und diesen kommt die Aufgabe zu, dem Speisebrei nur in einer Richtung das Weiterrücken zu gestatten, also eine Rückstauung desselben zu vermeiden, und zweitens, ihn auf eine bestimmte Zeit in einem und demselben Darmabschnitt zurückzuhalten.

Am Eingang zur Mundhöhle finden sich in allgemeinster Verbreitung knöcherne **Kieferbildungen,** viel seltener, wie z. B. bei den Cyclostomen, knorpelig-häutige Saugringe oder gar nur elastische Cirrhen, wie bei Amphioxus. Fleischige d. h. musculöse Lippen sind fast nur auf die Säugethiere beschränkt, doch sind sie auch hier nicht allgemein verbreitet.

Die Organe der Mundhöhle lassen sich eintheilen in **Zähne, Drüsen** und in die **Zunge.**

Was die ersteren betrifft, so sahen wir sie in der Regel theils aus dem äusseren, theils aus dem mittleren Keimblatte hervorgehen und konnten constatiren, dass sie einer formellen Anpassung an die Art der Aufnahme und Bewältigung der Nahrung unterworfen sind, woraus eine ungemeine Vielgestaltigkeit derselben retultirt. Ebenso finden wir einen auf derselben Ursache basirenden homodonten und heterorodonten Zahncharacter, sowie eine Verschiedenheit ihrer Verbindung mit den Kieferknochen. Während das meistens aus einer sehr grossen Zahl von Zähnen bestehende Gebiss der Fische, Amphibien und Reptilien einer stetigen Regeneration fähig ist, sehen wir dasjenige der Säugethiere in der genealogischen Entwicklung einer fortschreitenden Reduction unterworfen und ferner ist hier der Zahnwechsel mit der zweiten Dentition ein für allemal beendigt.

Bei den Drüsen der Mundhöhle konnte festgestellt werden, dass sie erst von den höheren Amphibien an, d. h. erst bei Thieren auftreten, welche das Wasserleben aufzugeben im Begriffe stehen. Hier mussten Schutzapparate sowohl für die äussere Haut als für alle mit der Luft in Contact kommenden Schleimhäute entstehen.

In ihren ersten Anfängen fast noch indifferent und mit ihrem klebrigen Secret für die Nahrungsaufnahme nur von mechanischer Bedeutung, erfahren diese Organe von Stufe zu Stufe, sowohl in morphologischer als in physiologisch-chemischer Beziehung, immer höhere Differenzirungen, die von den Reptilien an zu eigentlichen **Speicheldrüsen** führen. Die bei einigen Repräsentanten dieser Thiergruppe auftretende und als furchtbare Waffe dienende Giftdrüse ist, wie wir gesehen haben, als eine modificirte Speicheldrüse (Parotis) zu betrachten. Die Speicheldrüsen sämmtlicher Amnioten lassen sich ihrer Lage nach in zwei grosse Hauptgruppen zerfällen. Die eine findet sich am Boden der Mundhöhle, die andere umfasst die Labialdrüsen mit ihren Derivaten [Buccal-Parotis-(Gift-) Drüse].

Die ebenfalls aus dem Epithel des primären Vorderdarmes sich entwickelnde Glandula thyreoidea und Thymus sind phylogenetisch z. Th. auf rudimentäre Kiemenorgane zurückzuführen und mögen später ein Drüsen-Stadium mit offenem Ausführungsgang durchlaufen haben. In einer weiteren Entwicklungsperiode trat mit ihrer Abschnürung vom Darmrohr ein nochmaliger Functionswechsel ein.

Was die Zunge anbelangt, so ist sie bei Fischen und Ichthyoden noch sehr rudimentär und keiner eigenen Bewegung fähig, indem sie nur einen Schleimhautüberzug der Copularia des Visceralskeletes darstellt. Erst von den höheren Amphibien an tritt, in Anpassung an die Art der Nahrungsaufnahme, eine die freiere Beweglichkeit des Organs garantirende Eigenmuskulatur auf; es wird zu einem Fang-, beziehungsweise zu einem Tastapparat (gewisse Reptilien) und zum hauptsächlichen Träger des Geschmackssinnes. Unter beharrlich fortschreitender Volumsvermehrung erreicht die Zunge bei Säugethieren nach jeder Hinsicht ihre vielseitigste Functionsfähigkeit und damit das Maximum ihrer Vollendung. Die an ihrer Unterfläche liegende Sublingua stellt ein altes Erbstück von niederen Vertebraten dar.

Was endlich den Darm selbst betrifft, so bleibt er bei Amphioxus, den Cyclostomen, gewissen Teleostiern, Dipnoërn und den niedersten Amphibien (Proteus) insofern auf embryonaler Stufe stehen, als er zeitlebens ein in der Körperlängsachse verlaufendes, ganz gerades Rohr darstellt, das entweder gar keine oder doch nur sehr undeutliche Spuren eines Zerfalles in die obengenannten drei Hauptabschnitte erkennen lässt.

In allen diesen Fällen bildet die Einmündungsstelle des Ductus hepato-entericus, d. h. der embryonale Ausgangspunkt für die Leber-Anlage, den äusserlich allein sicheren Anhaltspunkt für die Grenzbestimmung des Vorder- und Mitteldarms.

Da nun jene Stelle bei manchen Teleostiern sehr weit vorne, unmittelbar hinter dem Herzen, d. h. da liegt, wo man bei andern Vertebraten erst den Anfang des Oesophagus erwarten würde, so geht (ganz abgesehen von histologischen Gründen) daraus hervor, dass sich in dem vorliegenden Beispiel die morphologischen und physiologischen Begriffe des Magens nicht decken und dass hier die sonst dem Magen zufallende physiologische Rolle vom Mitteldarme übernommen werden muss.

Neben diesen Fällen eines ganz gerade verlaufenden Darmrohres finden sich nun schon von den Fischen an die allerverschiedensten Grade von Schlängelungen und Schlingenbildungen des Mitteldarmes (weniger des Enddarmes), welche alle als Anpassungen an die Nahrung, d. h. als secundäre Erwerbungen aufzufassen sind. Sie können so weit gedeihen, dass der auch in seinen Caliberverhältnissen stark schwankende Darm, wie z. B. bei vielen Vögeln und pflanzenfressenden Säugethieren, die Körperlänge um ein Vielfaches übertrifft. Dadurch wird eine Vergrösserung der verdauenden Fläche, eine Verlangsamung und in Folge dessen eine gesteigerte Resorption des Speisebreies erreicht, lauter Vortheile, die noch durch die mannigfachsten Falten, Papillen, Zotten, Leisten, Ausbuchtungen und Divertikelbildungen der Darmschleimhaut eine Steigerung erfahren. Auch sie haben ihre Stammesgeschichte und lassen sich von ursprünglich nur in der Längsachse des Darmes verlaufenden Falten ableiten. Bei Petromyzonten, Selachiern und Dipnoërn erfährt eine solche Längsfalte eine besonders starke Entwicklung, sie nimmt eine Spiraldrehung an, springt weit ins Darmlumen vor und fällt somit unter denselben, eben hervorgehobenen, physiologischen Gesichtspunkt. Schon in der Reihe der Ganoiden geht sie einer regressiven Metamorphose entgegen und kommt in der Reihe der heutigen Amphibien nicht mehr zur Entwicklung. Endlich gehören noch in dieselbe Kategorie die auf die Teleostier und Ganoiden sich beschränkenden Appendices pyloricae, sowie sämmtliche Blinddarmbildungen des Enddarmes, deren erste schwache Spuren wir bei Reptilien nachzu-

weisen vermochten. Auch sie unterliegen, in Anpassung an die Nahrung, den allermannigfachsten Grösse- und Formschwankungen, so dass alle Mittelstufen von einem unscheinbaren kegelförmigen Anhängsel bis zu Schläuchen beobachtet werden, die an Länge selbst den Hauptdarm übertreffen können. Im Allgemeinen besitzen herbivore Thiere längere Coeca, als carnivore und so weist auch der Processus vermiformis der Primaten neben andern Merkmalen (Gebiss) auf eine Zeit zurück, wo diese Thiere noch vorwiegend oder ausschliesslich Pflanzenfresser waren und als solche ein längeres Coecum besassen, als dies heute der Fall ist.

Kein Abschnitt des ganzen Tractus intestinalis trägt der für den Organismus nothwendigen Verarbeitung der Nahrung durch die allerfeinste Anpassung nach Form und Grösse so sehr Rechnung, wie der Magen. Wir müssen ihm daher noch unsere ganz besondere Aufmerksamkeit zuwenden.

Während es bei den niedersten Fischen, wie dem Amphioxus und den Cyclostomen, sowie auch bei manchen Teleostiern, noch zu keiner scharfen Differenzirung eines Magens kommt, ist derselbe bei Selachiern und Ganoiden gut ausgeprägt, ja viel besser, als bei den niedersten Amphibien, den Ichthyoden.

Er stellt einen, häufig aus zwei Schenkeln bestehenden, in der Körperlängsachse liegenden Sack dar. Von den ungeschwänzten Amphibien an nimmt er mehr oder weniger eine Querstellung an, richtet sich aber doch formell im Allgemeinen nach der Configuration des Leibes und der grossen Körperhöhlen (Kröten und Chelonier im Gegensatz zu Schlangen, Amphisbänen und fusslosen Sauriern).

In Folge einer immer mehr zunehmenden Entwicklung in die Breite kann man an ihm jetzt eine Curvatura major und minor, sowie eine scharfe Abgrenzung gegen den Oesophagus (Pars cardiaca) und den Anfang des Mitteldarmes (Pars pylorica) unterscheiden (Säuger).

Harte oder überhaupt schwer zu bewältigende Nahrung führt bei Vögeln zu einer Differenzirung des Vorderdarmes in drei Abschnitte, die man als Kropf, Drüsen- und Muskelmagen bezeichnet. Nur die beiden ersten wirken chemisch, der letztere nur mechanisch. Schwache Andeutungen dieser Differenzirungen finden sich schon bei Crocodiliern.

Unter denselben Gesichtspunkt fallen jene complicirten Magenbildungen, wie sie uns bei gewissen Säugern, wie vor Allem bei vielen Hufthieren, begegnen. Hier ist es, im Interesse einer möglichst langen Retention des Speisebreies im Magen, zu einer mehr oder weniger fortgeschrittenen Abkammerung desselben in mehrere Abschnitte gekommen und zwar der Art, dass wir uns, im Falle der höchsten Ausbildung derselben, die Pars cardiaca sowohl als die Pars pylorica je in zwei Abschnitte getheilt denken müssen.

Den Enddarm, der bei allen unter den Säugern stehenden Wirbelthieren eine nur unbedeutende Länge besitzt und hier seinen Namen Rectum mit Recht führt, sahen wir da und dort, wie namentlich bei Amphibien eine ausserordentlich starke, sackartige Aufblähung erfahren. Erst bei Säugern gewinnt er eine längere Ausdehnung, bildet mehr oder weniger Windungen und zeichnet sich dem Mitteldarm gegenüber in der Regel durch grössere Weite aus. Nur sein hinterstes Ende entspricht dem „Rectum“ der übrigen Vertebraten, während der ganze weiter nach

vorne gelegene Abschnitt als ein neuer, erst in der Reihe der Säugethiere gemachter, Erwerb aufzufassen ist.

In histologischer Beziehung kann man an dem Darm sämmtlicher Wirbelthiere von aussen nach innen eine seröse Aussenschicht (Bauchfell), eine doppelte, d. h. eine longitudinale und circuläre Muskellage, eine aus adenoidem Gewebe bestehende Submucosa und eine Mucosa unterscheiden. Dazu kommen noch zahlreiche Gefässe und Nerven. Was zunächst die Mucosa betrifft, so haben wir sie uns in ihrer ursprünglichsten Form als aus einem flimmernden Cylinderepithelium bestehend zu denken, das sich, wenn auch oft nur in schwachen Spuren, bis zu den Säugethieren hinauf fortvererbt. Immerhin aber macht es bei weitaus der grössten Mehrzahl der Vertebraten in postfoetaler Zeit einem gewöhnlichen Cylinderepithelium Platz. Der Amphioxus- und Ammocoetesdarm allein bewahrt das Flimmerkleid in seiner ganzen Ausdehnung. Bei allen Wirbelthieren aber geht das Darmepithel an den beiden Ostien, am Mund und After, in das Epithel des äusseren Integumentes über.

Die von der Schleimhaut aus gegen die Submucosa hinab sich entwickelnden Drüsen sind vorschlagend tubulös und zeigen im Magen (Pepsindrüsen) eine besonders reiche Differenzirung, die aber erst in der Reihe der Säugethiere zu einer Verschiedenheit der Labzellen untereinander führt.

Die Submucosa wird von Lymphbahnen (Chylusgefässen), sowie von zahlreichen, häufig zu grösseren oder kleineren Nestern vereinigten Lymphkörperchen durchsetzt (Solitäre Follikel, Peyer'sche Plaques).

Die der Leibesform sich stets genau anpassende, durch das Bauchfell an die Leibeswand befestigte Leber kommt jedem Wirbelthier (Amphioxus?) zu und zeigt zahllose Variationen nach Zahl und Gestalt der Lappen. Die beiden Extreme bilden hierin die die zweilappige Urform beibehaltenden Cyclostomen einer, sowie gewisse Gymnophionen andrerseits. Die Entstehung des Organs ist, wie wir oben schon gesehen haben, constant an den Anfang des Mitteldarmes geknüpft, die späteren, durch die Ductus hepato-enterici ausgedrückten Beziehungen beider sind jedoch mannigfachen, auf Gruppirung und Zahl der Gallenausführungsgänge beruhenden Schwankungen unterworfen. Nicht minder bedeutend sind die die Form, Grösse, An- oder Abwesenheit einer Gallenblase betreffenden Variationen.

Die Leber der Anamnia (Ganoiden und Ichthyoden z. B.) ist im Allgemeinen relativ voluminöser als diejenige der Amnioten. Carnivore Thiere besitzen in der Regel eine grössere Leber als herbivore.

Das stets mit dem Anfang des Mitteldarmes in Verbindung stehende Pankreas kommt, mit Ausnahme weniger Fische (und Ichthyoden?), sämmtlichen Vertebraten zu. Es unterliegt mehrfachen Schwankungen nach Grösse und Form, ist entweder nur einfach bandförmig oder mehrfach gelappt. Häufig verbindet sich sein Ausführungsgang, der Ductus Wirsungianus, mit dem Ductus hepato-entericus der Leber oder es existiren mehrfache, selbständige Ausführungsgänge in den Mitteldarm.

G. Athmungsorgane.

Wenn auch bei den Wirbelthieren die von den Wirbellosen her vererbte respiratorische Function des Integumentes noch fortdauert, so tritt sie doch gegenüber der Bedeutung besonderer, hoch differenzirter Respirationsorgane stark in der Hintergrund. Letztere sind, wie ich dies schon im vorigen Capitel auseinandergesetzt habe, genetisch aufs engste an das Darmrohr geknüpft und zerfallen in zwei grosse Abtheilungen, in **Kiemen** und **Lungen.** Erstere, als die phyletisch älteren, stehen in innigstem Connex mit dem als Wasser- (Athem-) wie als Speiseweg dienenden primären Munddarm, beziehungsweise mit den Visceral- oder Kiemenbogen und liegen dem entsprechend im Bereich des Kopfes, letztere stellen ebenfalls Divertikel des Vorderdarmes dar, kommen aber in den Leibesraum zu liegen. Vielleicht fallen auch sie phylogenetisch unter den Gesichtspunct eines hintersten Kiementaschen-Paares, das nicht mehr zum Durchbruch gegen die äussere Haut gelangt, sondern coelomwärts auswachsend sich entwickelte.

Beide Apparate, wovon der erstere der Wasser-, der letztere der Luftathmung angepasst ist, dienen zur Oxydation des Blutes und können sich in einem und demselben Thierkörper nebeneinander entwickeln. Dies ist aber nur im morphologischen und nicht im physiologischen Sinne zu verstehen, denn in letzterem schliessen sie sich geradezu aus. Mit andern Worten: ein kiemenathmendes Thier wird, abgesehen von seltenen Ausnahmen (Dipnoër, Ichthyoden, Lepidosteus) nicht auch zugleich ein lungenathmendes sein und umgekehrt[1]). Stets wird also der eine Apparat, wenn auch in seinem morphologischen Substrat vertreten, doch physiologisch latent bleiben. Das Ausschlaggebende hierbei sind die Circulationsverhältnisse, indem nur dort eine Respiration denkbar ist, wo venöse, mit Kohlensäure geladene Blutbahnen mit dem umgebenden Medium der Art in Contact treten, dass jenes Gas abgegeben und dafür ein anderes, nämlich Sauerstoff, aufgenommen und mittelst eines arteriellen Blutstromes dem Körper zugeführt werden kann.

Solange diese Bedingungen nicht erfüllt sind, so lange kann man auch nicht von einem Respirationsorgan reden. Ich habe dabei die sogenannte Schwimmblase der Fische im Auge, welche zwar genau nach den für die Entwicklung einer richtigen Lunge geltenden Gesetzen, d. h. als Ausstülpung aus dem Vorderdarm, entsteht, zu keiner Lebensperiode jedoch jene Kreislaufsverhältnisse aufweist. Sie erhält vielmehr nur arterielles Blut aus der Aorta und gibt venöses Blut wieder ab, folglich ist sie nur in morphologischem, aber nicht in physiologischem Sinne eine Lunge.

I. Kiemen.

Was zunächst ihre Entwicklung betrifft, so handelt es sich um das Auftreten einer Reihe hintereinander liegender, paarig angeordneter,

1) Lepidosteus kommt häufig an die Oberfläche des Wassers, um Luft zu schnappen, ob aber die Schwimmblase als Respirations-Organ fungirt, kann, bevor die Gefäss-Verhältnisse klar gelegt sind, nicht mit Sicherheit entschieden werden.

taschenartiger Ausstülpungen des primitiven Darmrohres, gegen welche sich das Ektoderm erst secundär einsenkt, bis es schliesslich zur Durchbrechung kommt. Nun ist ein Durchgangsweg für das Wasser geschaffen, und um den an dasselbe gebundenen Sauerstoff in möglichst ausgiebiger Weise zu absorbiren, d. h. um die Athmungsfläche zu vergrössern, macht sich von Seiten der, das vorbeiströmende Wasser begrenzenden Wände das Bestreben geltend, blätterige oder fadenartige, reich vascularisirte Fortsätze, d. h. Kiemen zu erzeugen.

Die hierbei in Betracht kommenden, ausserordentlich vielgestaltigen Modificationen sollen später bei den verschiedenen Thiergruppen besprochen werden. Nur Fische und Amphibien und von den letzteren wieder nur gewisse Formen, die Ichthyoden, sind zeitlebens mit functionirenden Kiemen ausgestattet. Sämmtliche Amphibien aber durchlaufen ein Entwicklungs-, ein Larvenstadium, in welchem sie kiemenathmend sind. Zur Zeit der Umwandlung aber unterliegen die Kiemen, unter gleichzeitiger Reduction des Visceralskeletes, einer regressiven Metamorphose, schrumpfen zusammen, gehen endlich ganz verloren und, indem die Kiemenöffnung sich schliesst, wird die Lungenathmung eingeleitet. Die Thiere sind mit dem Wechsel des umgebenden Mediums aus wasserathmenden zu luftathmenden geworden.

Mit der Gruppe der Amphibien schliesst das Auftreten von functionirenden Kiemen ein für allemal ab. Einen welch' mächtigen Factor aber die Kiemenathmung in der Organisation des Thierkörpers darstellt und wie sie sich in Zeiträumen von ungemessener Dauer darin befestigt hat, beweist der Umstand, dass sie bis zu den höchsten Thierformen, den Säugern hinauf, im Auftreten von Kiemenspalten und -Bogen, sowie in einer bestimmten Anordnung des Gefässsystems ihren morphologischen Ausdruck findet. Somit können wir mit vollster Sicherheit den Satz aussprechen, dass auch die Amnioten ein Entwicklungsstadium durchlaufen haben müssen, in welchem sie einmal kiemenathmend waren.

Auf den Functionswechsel, dem ihr Kiemenskelet nach Ablauf jener Periode theilweise unterlag, habe ich schon früher, im Capitel über das Kopfskelet und das Gehörorgan, hingewiesen.

a) AMPHIOXUS.

Die Kiemenhöhle wird durch eine ringförmige, gefranste Schleimhautfalte, das sogenannte Velum (Langerhans) von der Mundhöhle abgeschlossen. Innerhalb des letzteren, welches nach Huxley dem Velum von Ammocoetes homolog sein soll, liegt ein quergestreifter M. constrictor, von dem aus feste Skeletstützen in die grösseren Fransen des trichterartig in die Kiemenhöhle hineinragenden Velums sich hineinerstrecken. (Ueber die hier in Betracht kommenden Sinneszellen vergl. das Capitel über die Sinnesorgane.)

Im Gegensatz zu dem einer rhythmischen Athembewegung unterworfenen Velum des Ammocoetes zeigt das Velum des Amphioxus, entsprechend dem continuirlichen Wasserstrom, welcher die Kiemenhöhle dieses Thieres durchströmt, keine regelmässige, sondern eine in unregelmässigen Intervallen den Wasserstrom unterbrechende Bewegung, welche von eigenen Sinnesorganen ausgelöst wird (Langerhans).

Die auf das Velum folgende extrem lange Kiemenhöhle (Fig. 466, *d*) nimmt fast die Hälfte des ganzen Thieres ein. Sie liegt, mit Ausnahme des mit der Leibeswand verwachsenen, vordersten, kleinen Theiles, frei in der Leibeshöhle (*h*), nur oben an die skeletogene Schicht unter der Chorda (*i*) anstossend. Nach vorne und hinten verjüngt sie sich, wird von einem beim Kopfskelet schon geschilderten, aus zahlreichen, elastischen Stäbchen bestehenden Skelet gestützt und dieses wird an verschiedenen Stellen von glatten Muskeln bewegt. Jene Stäbchen werden durch ein ventrales und dorsales Längsband (Hypo- und Hyperbranchialrinne, W. Müller, P. Langerhans) miteinander verbunden.

Die zahlreichen (80—100 und mehr) Kiemenspalten münden anfangs frei nach aussen, werden aber in einer späteren Periode der Entwicklungsgeschichte von zwei seitlichen Hautfalten überwachsen, so dass sie beim ausgewachsenen Thier in den dadurch gebildeten Peribranchialraum münden. Das durch die von einem Gefässnetz begrenzten Kiemenspalten eindringende Wasser wird von jenem Raum aus nach hinten weiter geführt und aus einer, hinter der Körpermitte gelegenen, ventralen Oeffnung, dem sogenannten Porus abdominalis, entleert.

Jener ganze Raum fungirt also als Athemhöhle (Rolph), und dass er als solche und nicht als Leibeshöhle zu betrachten ist, beweist auch die Entwicklungsgeschichte [1]).

Während der Kiemenkorb nach aussen, gegen den Peribranchialraum zu, von einem Endothel überzogen wird, ist seine Mucosa, die im Bereich der Kiemenstäbchen faltig nach innen vorspringt und so eine Oberflächenvergrösserung der Athmungsfläche bewirkt, allerorts von einem geisseltragenden, einschichtigen Cylinderepithelium ausgekleidet.

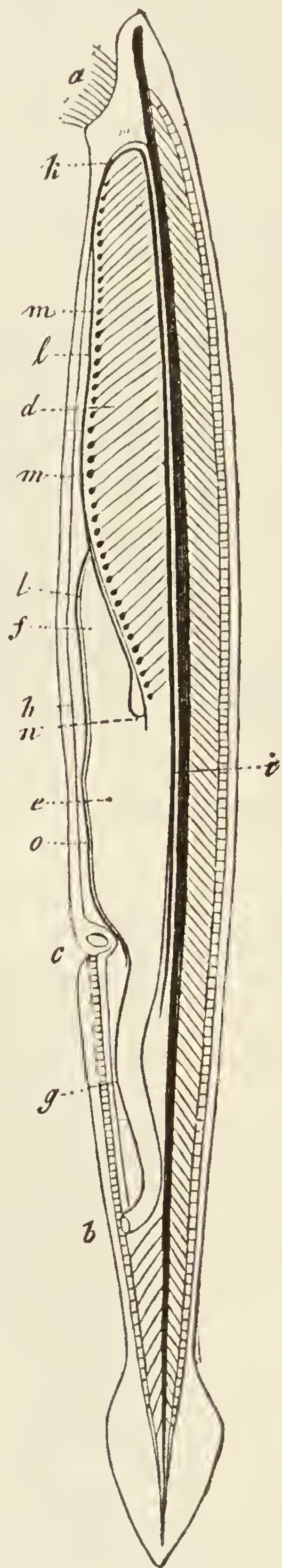


Fig. 466. Amphioxus lanceolatus, $2\frac{1}{2}$ mal vergrössert. Aus Gegenbaur, nach Quatrefages.

a Mundöffnung von Cirrhen umgeben, *b* Afteröffnung, *c* Abdominalporus, *d* Kiemensack, *e* magenartiger Abschnitt des Darmes, *f* Blindsack, *g* Enddarm, *h* allgemeine Leibeshöhle, *i* Chorda dorsalis, darunter die Aorta, *k* Aortenbogen, *l* Aortenherz, *m* Anschwellung der Kiemenarterien, *n* Hohlvenenherz, *o* Pfortaderherz.

b) CYCLOSTOMEN.

Hier (Fig. 467) wie bei allen höher stehendeu Wirbelthieren sehen wir dem Amphioxus gegenüber in der Zahl der Kiemenspalten eine starke Reduction eintreten. In Erwägung aber der uns bei Amphioxus bekannt gewordenen Verhältnisse, sowie der Verbreitungsweise des N.

---

1) Rolph fasst nur den Raum nach aussen von den Ligamenta denticulata und jene Cavität, in der die Geschlechtsorgane und das Kiemenherz verlaufen, als das eigentliche Coelom auf. Am Enddarm bildet die Athemhöhle eine nach rechts gelegene Ausstülpung, während links nur die Leibeshöhle sich findet.

vagus, erscheint der Schluss wohl berechtigt, dass sich der eigentliche respiratorische Abschnitt ursprünglich auch auf jene Abtheilung des Tractus intestinalis erstreckte, welche bei den höheren Formen Speiseröhre und Magen umfasst (Gegenbaur).

Was nun also an Zahl der Kiemenspalten verloren geht, wird durch die Bildung von Kiemen, d. h. durch eine Vergrösserung des respiratorischen Gefässnetzes compensirt.

Was zunächst die Verhältnisse der Petromyzonten, als die ursprünglicheren und deshalb einfacheren betrifft, so gestalten sie sich folgendermaassen.

Während bei Ammocoetes (Fig. 468 **A**), wie wir beim Capitel über den Vorderdarm constatiren konnten, der Oesophagus in directer Rückwärtsverlängerung der Kiemenhöhle liegt, wird letztere bei der Metamorphose (Fig. 468 **B**) durch eine Gewebswucherung nach hinten blindsackartig abgeschlossen. Dorsalwärts davon wächst der Oesophagus nach vorne aus, so dass man vom Pharynx aus in zwei Canäle, in einen ventral liegenden Kiemensack und einen dorsal liegenden Oesophagus geräth. Ersterer kann an seinem Eingang durch eine klappenartige Vorrichtung der Art abgeschlossen werden, dass der Rücktritt des Wassers in die Rachenhöhle verhindert wird.

In der Rachenhöhle von Ammocoetes, kurz vor dem Beginn des Kiemenraumes, liegt eine muskulöse Schleimhautfalte (Fig. 467, *c* und 469, *V*) oder das Velum (Mundsegel). Sie steigt schief nach aussen und vorne empor, biegt nach oben in querer Richtung um und fliesst dann mit der der andern Seite in der dorsalen Mittellinie zusammen.

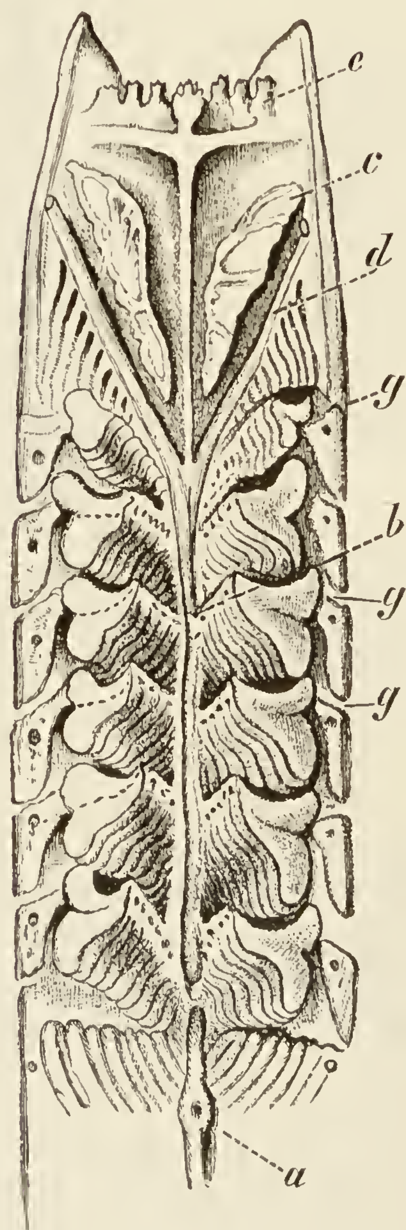


Fig. 467.

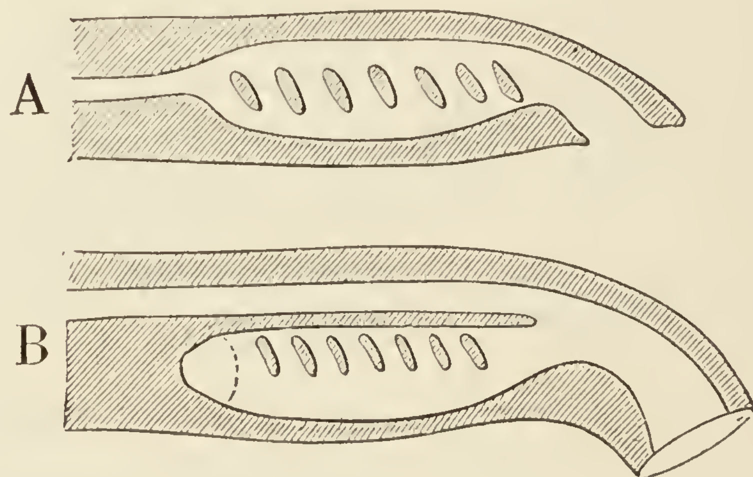


Fig. 468.

Fig. 467. Ansicht der ventralen Hälfte der Mund-, Rachen- und Kiemenhöhle von Ammocoetes. Ein Schnitt durch die Kiemenlöcher geführt, die Ränder etwas zur Seite gezogen. (Nach A. Schneider). *a* Eingang des Magens, *b* Eingang der Thyreoidea, *c* Velum, *d* Kante, welche die Kiemenhöhle gegen die Rachenhöhle abgrenzt, *e* Tentakel, *g* Kiemenöffnungen.

Fig. 468. Längsschnitt durch den Kopf von Ammocoetes (***A***) und Petromyzon (***B***). Schema.

Lateralwärts springt die Falte viel weiter ins Rachenlumen ein, als ventral- und dorsalwärts.

In die Kiemenhöhle von Ammocoetes münden sieben[1]), durch querstehende Scheidewände von einander getrennte Kiemenöffnungen (Fig. 467, *g g*). Die Scheidewände sind nach aussen an die Leibeswand angewachsen und senkrecht zu ihnen liegen auf ihrer vorderen, hinteren, oberen und unteren Wand dünne Schleimhautfältchen, die Kiemenblättchen (Fig. 467, 469); in der dorsalen und ventralen Mittellinie springt eine von Schleimhaut überzogene Längskante in die Kiemenhöhle herein.

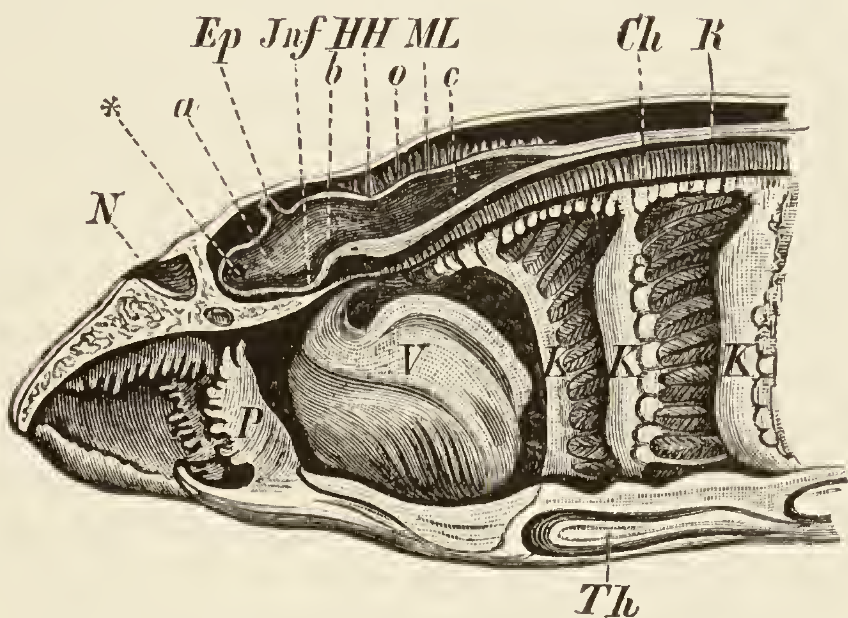


Fig. 469. Längsschnitt durch den Kopf von Ammocoetes.
V Velum, *P* Papillen der Schleimhaut, *K K K* die drei vordersten Kiemen, *Th* Gl. thyreoidea (Hypobranchialrinne), *N* Nasensack, * Eingang in den Bulbus olfactorius von der Höhle (*a*) des Vorderhirns aus, *Ep* Epiphyse, *Jnf* Infundibulum, *HH* Hinterhirn, *ML* Medulla oblongata, *b*, *c* Höhlen dieser Hirntheile, *o* Subarachnoidalraum, *Ch* Chorda dorsalis, *R* Rückenmark.

Die gesammte Kiemenhöhle ist von einem mehrschichtigen Pflasterepithel ausgekleidet, allein es findet sich darin ein System von Wimperzellen oder „Wimperschnüren“ (A. Schneider), die in ganz gesetzmässiger Weise angeordnet sind. Bezüglich der feineren Details muss ich auf die Arbeit von A. Schneider verweisen.

Bei Petromyzon münden die Kiemensäcke durch 7 hinter einander liegende Oeffnungen nach aussen und man kann hier von inneren und äusseren Kiemengängen sprechen. Letztere hängen durch die Kiemenbeutel, in welchen sich auf Blättchen das respiratorische Gefässnetz verbreitet, mit einander zusammen.

Was den Modus der Athmung bei Ammocoetes betrifft, so wird der Kiemenkorb durch Quermuskeln verengt und bei der Inspiration durch die Elasticität der Kiemenknorpel wieder ausgedehnt; das Velum bewegt sich bei der Exspiration nach hinten, es verengert also den Kiemenraum und schliesst ihn zugleich nach vorne ventilartig ab. Das Wasser dringt in ununterbrochenem, gleichmässigem Strom in die Mundhöhle ein, während die Ausstossung desselben aus den Kiemenlöchern stossweise erfolgt (A. Schneider).

Bei Petromyzon geschieht die Ein- wie die Ausathmung, unter Erweiterung und Verengerung, durch die Kiemenlöcher, mag das Thier fest-

1) Bei Ammocoetes legen sich ursprünglich noch acht Kiemenspalten an, allein das erste Paar, woraus bei höheren Fischen das Spritzloch resp. die Pseudobranchie (Teleostier) und die Tuba Eustachii (höhere Vertebraten) wird, kommt nicht zum Durchbruch, sondern entspricht später dem vor der Mündung der Gl. thyreoidea gelegenen Abschnitt der zuerst von A. Schneider beschriebenen, beiderseitigen „Wimperrinnen“ (A. Dohrn).

gesogen sein oder nicht. Dabei zieht die Nase bei jeder Inspiration einen Wasserstrom ein und stösst ihn bei der Exspiration wieder aus, wobei sich die Apertura nasalis senkt und hebt (H. Rathke, A. Schneider) [1]).

Unwillkürlich wird man dabei an die früher schon mitgetheilte Hypothese von Milnes Marshall über die Phylogenese des Geruchsorgans erinnert.

Bei Myxinoiden, unter welchen Myxine jederseits 6, Bdellostoma 6—7 Kiemensäcke besitzt, münden letztere durch die sogenannten inneren Kiemengänge (Fig. 470, *Dbi*) in den Vorderdarm (*Oe*). Dieser besitzt hinter den letzten Kiemensäcken, dorsalwärts vom Herzen, eine starke Einschnürung und zugleich einen kräftigen Constrictor, wodurch sein nach vorne im Bereich der Kiemen liegender Abschnitt offenbar so oft zu einer rein respiratorischen Kammer abgesperrt wird, als das durch die Nase einströmende Wasser in die Kiemensäcke gelangt. So wird also hier die bei Petromyzonten bestehende Einrichtung eines nach hinten constant abgeschlossenen, gemeinsamen Branchialraumes wenigstens in temporärer Weise erreicht. Die dem inneren Kiemengang zuschauende Seite der von Muskelschleifen umsponnenen Kiemensäcke (*KB*) ist schwach concav, die entgegengesetzte (ventrale) convex. Die Kiemenblättchen, welche fein gefältelt und an ihren freien Rändern eingekerbt sind, besitzen sehr verschiedene Dimensionen; die längsten stossen mit den gegenüberliegenden ganz oder beinahe zusammen und so bleibt innerhalb des Kiemensackes nur ein sehr beschränktes Lumen übrig.

Jeder der Kiemensäcke kann durch einen Constrictor gegen den Oesophagus abgeschlossen werden und ist zugleich der oben erwähnte Constrictor des Oesophagus geöffnet, so ist damit der Weg der Speisen durch die Pars branchialis oesophagi in den Magen bezeichnet.

Die grösste Differenz zwischen dem Kiemenapparat von Petromyzon und Myxine beruht darauf, dass die äusseren Kiemengänge bei letztgenanntem Thier (Fig. 470, *Dbe*) zu langen Röhren ausgewachsen sind, welche nicht getrennt für sich die äussere Haut durchbohren (bei Bdellostoma ist dies der Fall), sondern jederseits zu einem gemeinsamen, langen Gang (*Dbc*) zusammenfliessen, welcher weit hinten vom Kiemenapparat an der Bauchseite des Thieres ausmündet. Dazu tritt bei Bdellostoma wie bei Myxine linkerseits noch ein Gang (*Doc*), welcher vom Oesophagus direct nach aussen, und zwar bei erstgenanntem Thier in die linke, letzte, äussere Kiemenöffnung, bei My-

Fig. 470. Schematische Darstellung des Kiemenapparates von Myxine glut., nach Joh. Müller.

Oe Oesophagus, *Dbi* Ductus brachiales interni, *Dbe* Ductus branchiales externi, *Dbc* Ductus branchiales communes, *Doc* Ductus oesophago-cutaneus.

1) Nach W. B. Scott erfolgt die Respiration schon bei den kleinsten Exemplaren von Ammocoetes nach dem Modus der Erwachsenen.

xine in die linke, äussere Kiemenöffnung führt (Ductus oesophago-cutaneus).

Trotz dieser Differenzen ist die merkwürdige Kiemenorganisation der Myxinoiden direct aus der der Petromyzonten abzuleiten. Es handelt sich eben um eine Weiterentwicklung der bei den Petromyzonten schon angebahnten Verhältnisse (Einwärtsrichtung der Kiemenblättchen), d. h. um eine Verlegung des Respirationsapparates ins Innere des Darmes.

c) SELACHIER.

Der Hauptunterschied zwischen dem Kiemenapparat der Selachier, Ganoiden und Teleostier einerseits und der Petromyzonten andrerseits besteht darin, dass die eigentlichen Kiemenblätter und -blättchen bei jenen nach aussen, bei diesen nach innen gerichtet sind.

Zugleich treten bei allen höheren Fischen die Kiemen in engere Lagebeziehungen zu den Kiemenbogen, d. h. sie sitzen ihrer convexen Seite in Gestalt von dicht gedrängt liegenden, kammartig angeordneten Blättern unmittelbar auf (Fig. 471). Dabei sind sie auf beiden Seiten der, die einzelnen Kiementaschen von einander trennenden Septa festgewachsen, so dass also jedes Septum sowohl an seiner vorderen als an seiner hinteren Fläche Kiemenblättchen trägt. Im Innern der Septa liegen die knorpeligen Kiemenstrahlen.

Die Kiementaschen, deren gewöhnlich fünf vorhanden sind, münden sowohl nach der Rachenhöhle, als nach der freien Hautfläche mit fünf, von einander getrennten, schlitzartigen Oeffnungen aus. Die erste Kiementasche wird von vorne her vom Hyoidbogen (Fig. 471, *Hy*), die letzte von hinten her vom Schulterbogen (*S S*) begrenzt. (Ueber die äusseren Kiemen der Selachier-Embryonen s. später).

Dass den Selachiern früher eine grössere Zahl von Kiementaschen zukam, beweisen nicht nur die Notidaniden, die heute noch 6—7, ja wenn man das Spritzloch noch mit dazu rechnet, sogar 8 besitzen, sondern auch der Umstand, dass früher jeder Visceralbogen, also auch der spätere Palato-mandibularbogen, Kiemen getragen haben muss. Der Beweis hierfür liegt in dem häufigen Vorkommen einer, im ausgebildeten Zustande allerdings nicht mehr respiratorisch fungirenden, Kieme an dem, vielen Selachiern zukommenden, zwischen dem Palato-mandibular- und dem

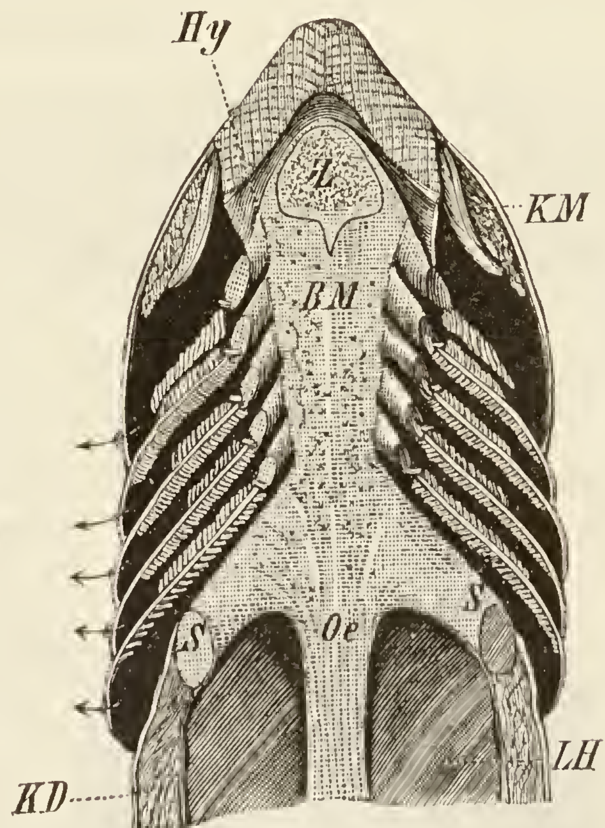


Fig. 471. Flächenschnitt durch einen Selachierkopf, halbschematisch. Man sieht auf den Boden der Mundhöhle.

KM Kiefermuskulatur, *Z* Zunge, *Hy* Hyoidbogen, durchschnitten; dahinter liegen fünf durchschnittene, ächte Kiemenbogen. *BM* Mundschleimhaut, *Oe* Oesophagus, *S S* Schultergürtel durchschnitten, *LH* Leibeshöhle. Die Pfeile bedeuten die Ausmündungen der fünf Kiementaschen.

Hyoidbogen gelegenen Spritzloch. Dass die Hinterseite des Hyoidbogens noch eine Serie von Kiemenblättchen trägt, ist eine unter den Selachiern allgemein verbreitete Erscheinung.

Van Bemmelen fand bei einer grossen Zahl von ihm untersuchter Selachier- und Rochen-Embryonen und ebenso bei ganz jungen Exemplaren von Acipenser sturio in der ventralen Rachenwand, also an der dorsalen Pericardialwand, nach hinten von der letzten Kiemenspalte ein Paar taschenartige Ausstülpungen des Epithels. Ihr Grund, welcher sich sackartig erweitert, treibt acinöse Sprossen, die sich zu kurzen Canälchen verlängern, knäuelartig durcheinander schlingen und zu geschlossenen Blasen abschnüren. Es handelt sich dabei um einen drüsenartigen Character und van B. nennt die betreffenden Bildungen Suprapericardialkörper. Bei Raja, Aëtobatis, Acanthias und Chimaera bleiben diese Körper bis zum erwachsenen Alter (wahrscheinlich zeitlebens) erhalten und erreichen eine relativ ansehnliche Grösse. Bei andern Arten freilebender, älterer und jüngerer Thiere sind sie entweder gar nicht mehr oder nur in Rudimenten nachweisbar. — Hie und da legt sich nur ein Suprapericardialkörper an, was van B. als regressive Metamorphose deutet.

Diese Körper erinnern in Bau und Entwicklung in Vielem an die Gl. thyreoidea (vergl. diese, pag. 521), allein Nervenstämme und Blutgefässe (etwa aus dem Truncus arteriosus) waren nicht nachzuweisen. Gleichwohl erklärt sie van B. aus topographischen und genetischen Gründen für eine rudimentär gewordene, nicht mehr zum Durchbruch gelangende, hinterste Kiemenspalte.

Aehnliche Bildungen, die van Bemmelen „Spritzlochfollikel" nennt, finden sich im Bereich des Spritzlochs verschiedener Selachier. Van B. ist geneigt, auch diese Bildungen als rudimentäre Kiemenspalten aufzufassen. Ebenso deutet er die sogenannten „Mundwinkelfollikel."

Weitere Untersuchungen hierüber sind abzuwarten.

d) GANOIDEN und TELEOSTIER.

Sie unterscheiden sich bezüglich ihrer Kiemen in erster Linie dadurch von den Selachiern, dass die bei den letzteren von den Kiemenbogen nach aussen ziehenden Septa interbranchialia hier ganz oder theilweise (Knorpelganoiden) geschwunden sind. In Folge dessen sind die beiden Serien der Kiemenblättchen entweder bis zu ihrem freien Rande oder nur zum Theil mit einander verklebt. Was aber einen viel durchgreifenderen Unterschied darstellt, das ist der Umstand, dass es sich jetzt um keine getrennten, von einander abgekammerten Kiementaschen mehr handelt, sondern dass man, von der

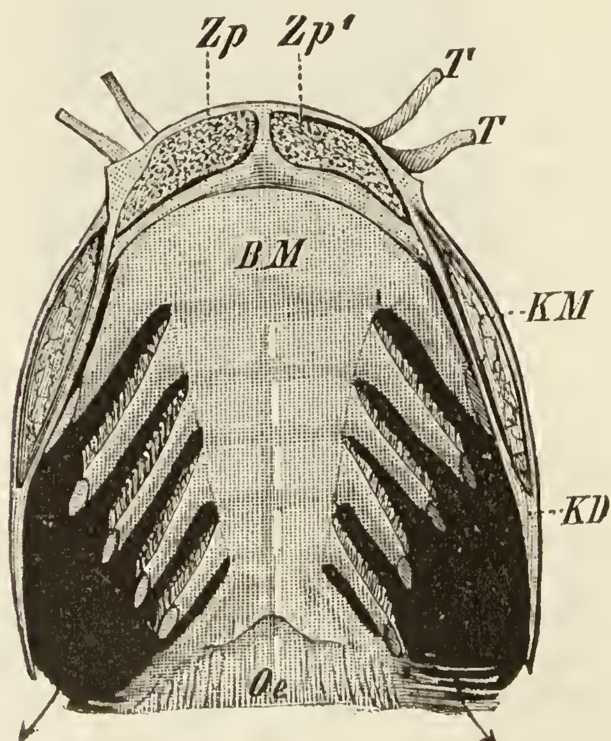


Fig. 472. Flächenschnitt durch den Kopf von Silurus glanis, halbschematisch.

T T Tentakel, *Zp Zp*[1] Zahnplatten des Unterkiefers, *BM* Mucosa oris, *Oe* Oesophagus, *KM* Kiefermuskulatur, *KD* Kiemendeckel, hinter welchem (bei dem Pfeil) der gemeinsame Kiemenraum ausmündet.

Rachenhöhle aus durch die inneren Kiemenspalten nach aussen vordringend, jenseits der Kiemenblättchen in eine gemeinsame Branchialhöhle geräth (Fig. 472). Diese wird von aussen her durch den beim Kopfskelet schon ausführlich behandelten, von der Gegend des Hyoidbogens nach hinten zu wachsenden Opercular-Apparat, sowie von der Branchiostegalmembran derart überlagert, dass nur eine einzige, schlitzartige, in ihrer Form und Grösse ausserordentlich variable Ausgangsöffnung für die Kiemenhöhle übrig bleibt (Fig. 472, *KD*). Diese liegt seitlich am Uebergang des Kopfes in den Rumpf [1]).

Weitaus die Mehrzahl der Teleostier, sowie sämmtliche Ganoiden besitzen nur vier kiementragende Visceralbogen; der fünfte, der bekanntlich schon bei den Selachiern einer regressiven Metamorphose entgegengeht (vergl. das Kopfskelet), legt sich zwar noch an, trägt aber im ausgebildeten Zustande keine Kiemen mehr. Dass aber auch Ganoiden und Teleostier in früheren Zeiten einen reicheren Kiemenapparat besessen haben müssen, beweist das auch bei manchen Ganoiden (Acipenser, Spatularia, Polypterus), sowie bei Teleostier-Embryonen noch auftretende Spritzloch, an dessen vorderer Circumferenz sich noch eine aus 10—15 Blättchen bestehende Kieme entwickeln kann (Acipenser, Spatularia). Da sie aber nicht mehr in respiratorische Funktion tritt, d. h. da sie arterielles Blut empfängt und venöses abgibt, so wird sie als Pseudobranchie oder als Spritzloch-Kieme bezeichnet. Weiter gehört dahin die an der inneren Fläche des Kiemendeckels sitzende Kiemendeckelkieme, welche Acipenser und Lepidosteus, sowie (transitorisch) den Teleostier-Embryonen zukommt und welche noch physiologisch thätig ist. Sie entspricht der Kieme am Hyoidbogen der Selachier.

Die bei Teleostiern in weitester Verbreitung vorkommende Pseudobranchie findet sich gewöhnlich hinter dem queren Gaumenmuskel, unter dem Squamosum (Pteroticum).

Nach C. K. Hoffmann bildet sich die Spritzlochkieme der Teleostier-Embryonen in die Chorioidealdrüse des Auges um, indem sie sich erst in einen Haufen spindelförmiger Zellen umwandelt, welche dem Lauf der Arteria ophthalmica magna folgend, ihren ursprünglichen Platz verlassen und nach der Chorioidealdrüse aufrücken, um hier die Grundsubstanz dieses Organs zu bilden. A. Dohrn bestreitet dieses und will von einer Homologisirung der Chorioidealdrüse der Teleostier mit der Spritzlochkieme nichts wissen. Dass übrigens bei Teleostier-Embryonen seitens der Spritzlochkieme im Lauf der Entwicklung ein Platzwechsel vorkommt, ist auch von F. Maurer beobachtet worden. So kommt sie z. B. bei Hecht-Embryonen allmälig seitlich an die Basis cranii zu liegen.

Die längsten Kiemenblättchen liegen stets auf der Mitte, d. h. auf der Höhe der Convexität des betreffenden Kiemenbogens, nach oben und unten nehmen sie an Grösse ab. Bei Knorpelganoiden (Fig. 473) ist jedes Blättchen von einem zarten, in seiner Längsaxe verlaufenden Knorpel gestützt. Letzterer gibt nach der Seite hin kürzere Aestchen ab und indem diesen das gefässtragende Bindegewebe, sowie die Schleimhaut folgt, resultirt daraus die Form eines winzigen, von oben bis unten bezweigten Tannenbaums.

---

1) Auch bei Selachiern (Chlamydoselache) finden sich bereits Spuren einer Hautfalte, die eine Art von Kiemendeckel darstellt.

Von dieser eben beschriebenen Configuration der Kiemenblättchen weicht diejenige des Polypterus insofern ab, als sie hier mehr fadenartig, cylindrisch ist. Aehnlich verhält es sich bei Lepidosteus.

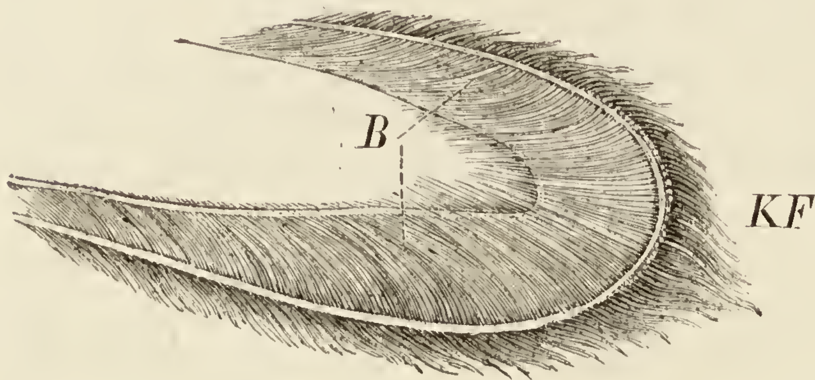


Fig. 473. Ein isolirter Kiemenbogen von Spatularia. Nach links vom Beschauer ist das Kopf-, nach rechts das Schwanzende des Thieres zu denken.

B Knorpeliger, an seiner Innen- und Aussenseite mit Knochenborsten besetzter Kiemenbogen, *KF* die an seiner convexen Seite entspringenden Kiemen.

Je weiter ein Kiemenbogen nach hinten liegt, desto länger sind seine Kiemenblättchen. In Folge dessen werden sie nie vollständig von ihren vorderen Nachbarn bedeckt und eine freie Wechselwirkung zwischen der respiratorischen Fläche und dem umgebenden Medium ist bei jeder Stellung der Kiemenbogen garantirt.

Der fünfte, oder auch schon der vierte Kiemenbogen ist häufig mit dem Schultergürtel verlöthet. Letzterer ist ebenfalls noch von Schleimhaut überzogen und bildet von hinten her stets den letzten, schalenartigen Abschluss der Kiemenhöhle [1]).

Wenn auch, wie oben erwähnt, in der Regel vier Kiemenbogen kiementragend sind, so kommt doch auch eine Reduction auf drei, ja sogar auf zwei vor. Ja bei Amphipnous Cuchia Müll. trägt nur noch der zweite Kiemenbogen eine Kieme und auch diese ist rudimentär. Als Ersatz für diese Reduction stülpt sich bei dem letztgenannten Fisch die Kiemenhöhle oberhalb der ersten Kiemenspalte jederseits in einen hinter dem Kopf gelegenen Sack aus, der ein respiratorisches Gefässnetz trägt, und ähnliche Verhältnisse finden sich auch bei Saccobranchus. Derartige, mit der Umbildung von Kiemenbogen Hand in Hand gehende Einrichtungen finden sich noch bei zahlreichen andern Fischen.

So bildet sich bei den Labyrinthobranchia, wie z. B. bei Anabas und Polyacanthus, ein aus gewissen Theilen des Visceralskeletes hervorgehendes, maschiges, wabiges, aus feinsten Knochenlamellen bestehendes Wasserzellensystem. Dahin gehören auch die, in einer Verlängerung der Kiemenhöhle liegenden, von einem respiratorischen Gefässnetz überkleideten, dendritisch verzweigten Fortsätze der Kiemenbogen von Heterobranchus und Clarias.

Ein andrer Apparat ist die, eine schlauchartige, spiralig gewundene Ausstülpung der Rachenschleimhaut repräsentirende „Kiemenschnecke" gewisser Clupeiden.

Durch alle diese Vorrichtungen wird stets ein und derselbe Zweck erreicht, nämlich der, dass die Thiere mehr oder weniger lange Zeit ausserhalb des Wassers zuzubringen, dass sie also gewissermaassen ein amphibienartiges Dasein zu führen im Stande sind [2]).

1) Dass die Kiemenbogen auf ihrer Rachenfläche Zähne oder auch nur Knorpelpapillen (Acipenser) tragen können, habe ich bei der Anatomie des Skelets schon erwähnt. Bei Spatularia (Fig. 473, *B*) werden die excessiv breiten, lamellenartigen Kiemenbogen von einer Doppelreihe feiner und langer Knochenborsten förmlich in die Klemme genommen. Jene dienen wohl dazu, das Entweichen des Bissens durch die extrem weiten Kiemenspalten zu verhindern.

2) Im Bereiche des Filigran-Werkes des Kiemenapparats der Labyrinthfische finden

Sämmtliche über den Cyclostomen stehende Fische athmen, indem sie Wasser in die Mundhöhle einschlucken und durch Verengerung der letzteren durch die Kiemen wieder ausstossen. Dabei heben und senken sich die Kiemenbogen, entfernen sich bei der Inspiration von einander und nähern sich bei der Exspiration.

e) DIPNOËR.

Sie nehmen bezüglich ihres Respirationsapparates eine Sonderstellung ein und müssen deshalb auch gesondert besprochen werden.

Wie der Name schon sagt, besitzen sie einen doppelten Modus der Respiration, d. h. sie sind, je nach dem Wechsel des umgebenden Mediums, bald Kiemen- bald Lungenathmer. Hier haben wir es nur mit ihrem Kiemenapparat zu schaffen. Die skeletogene Grundlage desselben besteht bei Ceratodus aus fünf, bei Protopterus aus sechs gracilen Knorpelstäben (vergl. das Kopfskelet Fig. 300), welche bei letztgenanntem Thier in folgender Weise mit Kiemen ausgerüstet sind. Der erste Bogen trägt nur eine Pseudokieme, der zweite und dritte gar keine, der vierte, fünfte und sechste dagegen sind mit einer doppelten Reihe von Kiemenblättern besetzt (Fig. 474, **B**). Letztere weichen in ihrer Form und gegenseitigen Lage von dem uns bei den Fischen bekannt gewordenen Verhalten etwas ab. Sie sind zungenartig, decken sich dachziegelartig und sind, wenn man die Kiemenhöhle von aussen her öffnet, mit ihren freien Enden gerade gegen den Beschauer gerichtet.

Wie bei Ganoiden und Teleostiern wird auch hier der Kiemen-

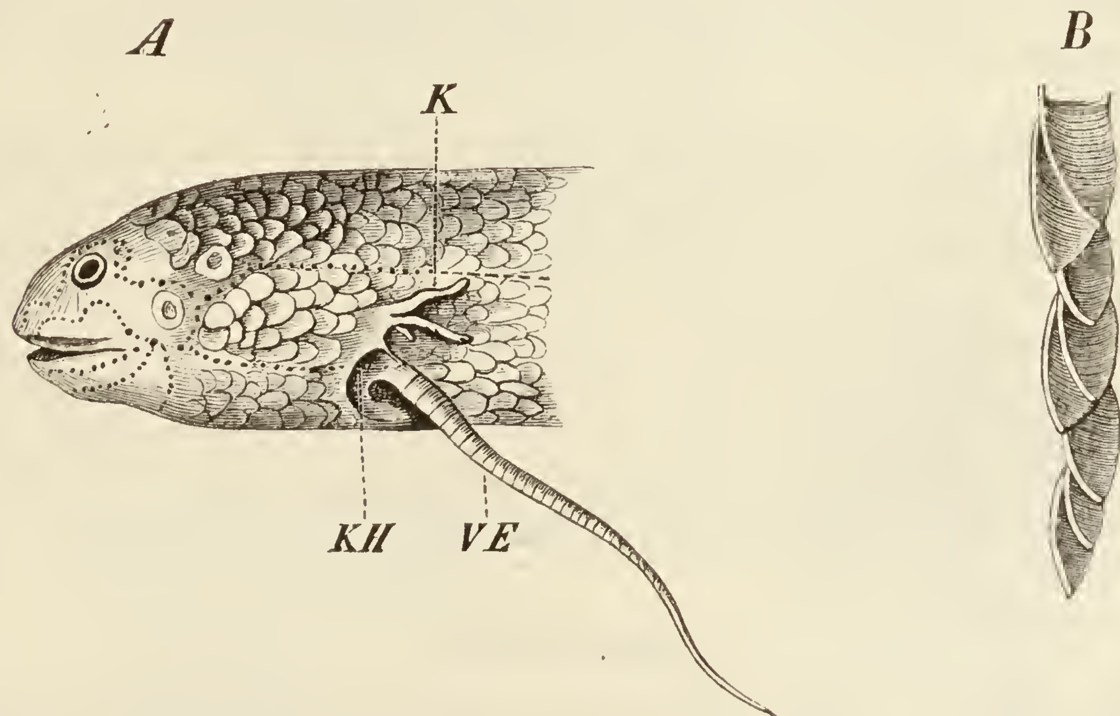


Fig. 474. *A* Kopf von Protopterus, *B* Einige Blättchen der inneren Kiemen, vergrössert dargestellt.

K Die äusseren Kiemen, *KH* der von der Opercularfalte überragte Eingang zur Kiemenhöhle, *VE* Vordere Extremität.

---

sich zahlreiche Wundernetze, deren Capillaren in Rosettenform angeordnet sind (Blumenblätter-Anordnung). Auch Fettansammlungen finden sich reichlich im Apparat, der allseitig von einem an Becherzellen reichen Epithel überzogen ist. Da es nach dem ganzen Bau des Organs unmöglich ist, Wasser zurückzuhalten, so kann die Function keine andere sein, als die der Luftathmung, wenn das Thier das Wasser verlässt, oder wenn letzteres austrocknet (analog den Dipnoi) (Zograff).

raum nach aussen hin durch einen, wenn auch rudimentären Opercularapparat abgeschlossen. Derselbe ist von einer starken Hautfalte überzogen und letztere begrenzt die verhältnissmässig enge Kiemenöffnung.

Die Kiemen des Ceratodus sind viel mehr nach dem Teleostiertypus gebaut und von den fünf Branchialbögen tragen vier vollkommene Kiemen. Die vierte Kieme ist der Innenfläche des Schulterbogens angeheftet. Das Hyoid trägt eine Pseudokieme und dies gilt nach Boas auch für Protopterus. Ceratodus besitzt jederseits zwei äussere Kiemenöffnungen.

Bezüglich der Bildung des Branchialraumes, wobei der Schulterbogen, sowie die „Kopfrippe" wesentlich betheiligt sind, verweise ich auf das Capitel über das Kopfskelet und ebendaselbst wird man auch eine detaillirte Beschreibung des Visceralskeletes finden.

Von hoher Wichtigkeit ist der Kiemenapparat von Protopterus aus dem Grunde, weil er ausser den im Branchialraum verborgenen inneren Kiemen auch noch äussere Kiemen besitzt. Diese liegen in Form von drei, mit eingekerbten Rändern versehenen Fädchen an der hinteren oberen Grenze des Schulterbogens, wo sie durch Bindegewebe und Gefässe, welche sie aus dem II., III. und IV. Aortenbogen erhalten, befestigt sind [1]). Jede an ihrem freien Rand hervorstehende Papille entspricht einer Capillarschlinge. Bei älteren Exemplaren sind sie in der Regel tief schwarz pigmentirt und stets nehmen sie von oben nach unten rasch an Grösse ab, so dass die unterste, welche genau an der Stelle gelegen ist, wo sich der freie häutige Saum der Opercularfalte auf die vordere Extremität umschlägt, häufig nur noch eine kleine unscheinbare Papille darstellt (Fig. 474, **B**).

Ich habe mich über die Bedeutung dieser Thatsache, wonach der Schultergürtel von Protopterus kiementragend erscheint, in früheren Capiteln schon mehrfach ausgesprochen und füge nur kurz noch Folgendes hinzu.

In den äusseren Kiemen des Protopterus ist eine uralte Einrichtung zu erblicken, was durch das transitorische Auftreten von äusseren fadenartigen Kiemen in den Jugendstadien von Selachiern [2]) (und dahin gehört auch Chimaera und Callorhynchus), von Polypterus und von gewissen Teleostiern (Cobitis) bewiesen wird. Aeussere Kiemen müssen also als die Vorläufer der inneren betrachtet werden und die letzteren haben sich erst in Folge eines Reductionsprocesses aus jenen hervorgebildet, sind also phyletisch jünger.

f) AMPHIBIEN.

In der Jugend legen sich stets 5 Kiemenspalten an und dies gilt auch noch für Reptilien (Ophidier), die fünfte bricht aber nicht mehr nach aussen durch. Bei Vögeln legt sich eine fünfte Kiementasche nicht mehr an.

---

1) Boas fasst sie nicht als Schultergürtelkiemen auf, sondern stellt sie zu den bei Fischen vielfach vorkommenden „accessorischen Athmungsorganen". Darin liegt allerdings keine Erklärung.

2) A. Dohrn hat in den Kiemenfäden von Selachier-Embryonen Dotter-Elemente nachgewiesen und sie so in ihrer Dotter — d. h. Nahrung — aufnehmenden Thätigkeit, die vom Embryo selbst erworben und ausgebildet ist, kennen gelehrt. Auf ähnliche Beziehungen der Kiemenfäden hatten vor A. Dohrn auch schon J. Davy und Joh. Müller aufmerksam gemacht.

Der oben ausgesprochene Satz bezüglich des primitiveren Charakters der äusseren Kiemen erhält durch das Verhalten aller Amphibien in den ersten Larvenstadien eine weitere Stütze.

Bei allen Urodelenlarven, sowie bei den Ichthyoden handelt es sich nämlich um drei über einander liegende, von oben nach unten in der Regel an Grösse abnehmende, frei herausstehende Kiemenbüschel[1]). Sie haben ihre Lage seitlich unterhalb des Hinterkopfes und sind entweder an ihren Rändern gelappt (Menobranchus), dendritisch verzweigt (Proteus, Siren, Fig. 475, **A**) oder endlich mit Quasten oder Fransen versehen. Letztere bilden z. B. beim Axolotl (Fig. 475, **B**) einen ausserordentlich dichten Wald von lanzettförmigen, ähnlich wie Weidenblätter gestalteten Lamellen, in welchen je eine Gefässschlinge liegt und die von einem, für stete Erneuerung des Wassers sorgenden Flimmerepithel überzogen sind. Ueber die Muskulatur der äusseren Kiemen vergl. p. 257—263.

So wenig als bei den äusseren Kiemen von Protopterus findet sich in denjenigen der Amphibien irgend eine knorpelige Stütze; ihre Gerüstsubstanz besteht ganz aus Bindegewebe. Sie sitzen auf den hintersten (äussersten) Enden der drei vordersten Kiemenbogen; der hinterste (vierte) Kiemenbogen von Siren und den Salamanderlarven trägt keine Kieme mehr.

Bei Menobranchus und Proteus existiren nur zwei innere Kiemenspalten, welche zwischen dem I. und II., sowie zwischen dem II.

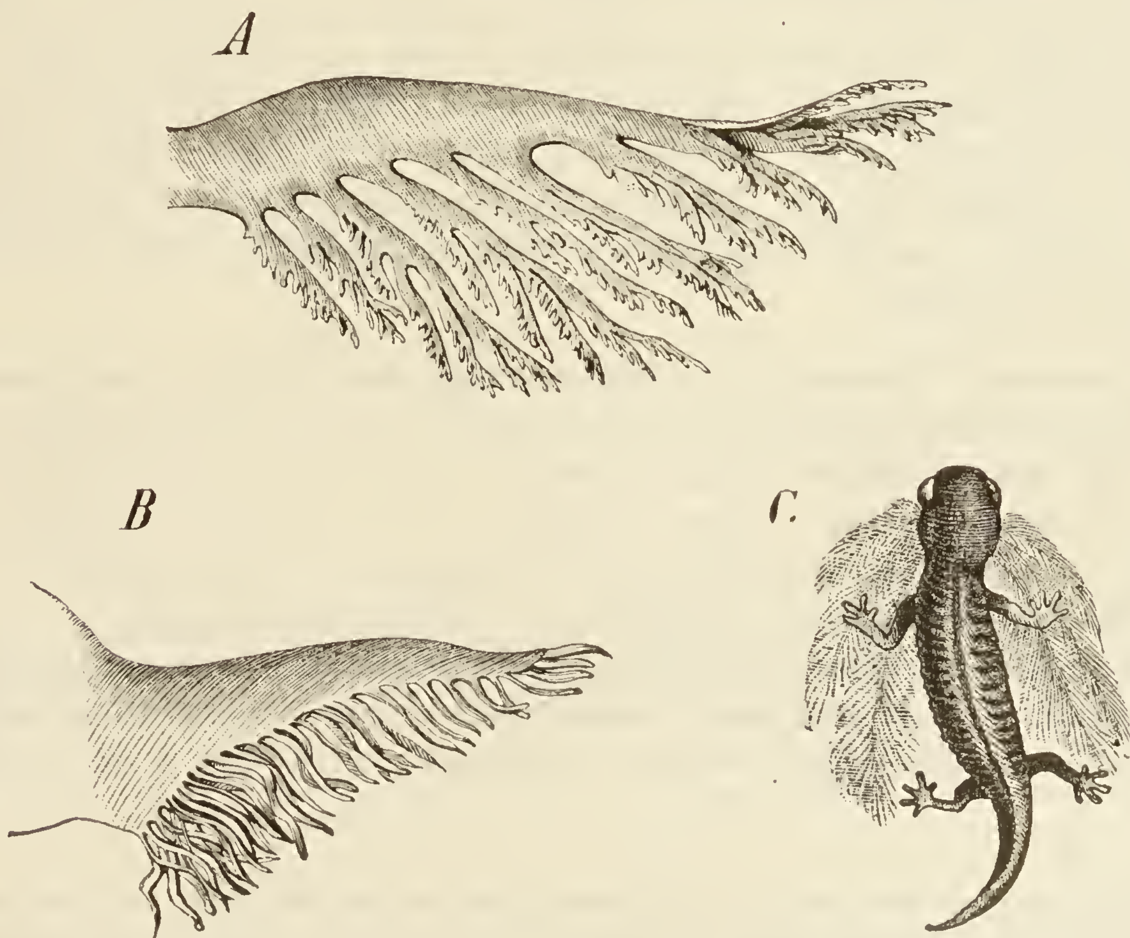


Fig. 475. Aeussere Kiemen von Urodelen. *A* von Siren lacertina, *B* von Siredon pisciformis, *C* von Salamandra atra, Larve, (Letztere Figur nach Chauvin).

1) Die grösste Ausdehnung erreichen sie bei den Larven von Salamandra atra, wo sie den Rumpf bis zu seinem Hinterende schleierartig umhüllen (Fig. 465, *C*). Dieses Thier macht seine ganze Larvenperiode im Uterus durch, kommt also lungenathmend zur Welt.

Die Kiemen der Tritonenlarven sind länger und mit viel mehr Blättern versehen als diejenigen der Larve von Salamandra maculata.

und III. Kiemenbogen die Schlundwand durchbohren. Die vordere ist noch einmal so lang als die hintere[1]). Zwischen dem ersten Kiemen- und dem Hyoidbogen sackt sich die Mucosa oris tief aus, allein es kommt nicht mehr zum Durchbruch eines Kiemenloches. Siren kommen drei, dem Axolotl und sämmtlichen Salamandridenlarven vier innern Kiemenspalten zu, wovon die erste zwischen Hyoid- und erstem Kiemenbogen hindurchgeht[2]).

Die von der Rachenschleimhaut überzogene mediale und vordere Circumferenz der Kiemenbogen ist mit feinen, meistens sägeartig (Siren, Axolotl, Salamanderlarven) in einander greifenden Papillen besetzt, die wir auch schon bei Fischen in weitester Verbreitung und speciell bei Spatularia in höchster Entfaltung getroffen haben. Die an jener Stelle darüber abgegebene Erklärung gilt auch für die Amphibien.

Bei allen Salamanderlarven überwächst eine von vorne her sich bildende Hautduplicatur, nach Art des Opercularapparates vieler Fische, die Kiemenhöhle, so dass diese gerade wie dort unter dem freien Rand jener Falte nur eine einzige schlitzartige Ausmündung besitzt.

Bei Derotremen schwinden die äusseren Kiemen vollständig, allein ein zwischen dem III. und IV. Branchialbogen liegendes, von glatten Wänden begrenztes Athemloch persistirt das ganze Leben. Indem bei den Salamandrinen auch dieses schwindet, tritt hier zugleich eine bedeutende Reduction des Visceralskeletes ein.

Im Larvenstadium der Anuren sind die äusseren Kiemen von keiner langen Dauer; sie schwinden bald, um inneren, aus kürzeren Blättchen bestehenden Kiemen Platz zu machen; zuvor werden sie, wie bei Salamanderlarven, von einer Opercularfalte überwachsen. Hier so wenig aber wie dort kommt es zu einer knorpeligen oder knöchernen Einlage dieser Falte. Sie besteht vielmehr nur aus Bindegewebe, welches von der Epidermis überzogen wird, und dasselbe gilt auch für die Kiemen.

Jene inneren Kiemen im zweiten Embryonalstadium der Anurenlarven haben mit den äusseren Kiemen der Urodelen keine Aehnlichkeit und sitzen auf den vier embryonalen Branchialbogen. Sie sind reich baumförmig verästelt, und gehen später einem vollständigen Schwund entgegen, worauf hier noch eine viel durchgreifendere Reduction des Visceralskeletes eintritt, als dies bei den Urodelen der Fall ist. (Vergl. das Skelet)[3]).

Bei der Metamorphose schliesst sich auch die äussere Respirationsöffnung, welche durch die nach hinten erfolgende Ausdehnung resp. Verwachsung der Opercularfalten sehr beschränkt wird und weit nach hinten

---

1) Eine solch ungleiche Länge der Kiemenspalten findet sich auch bei Protopterus, wo der zweite Kiemenschlitz durch besondere Grösse prävalirt (Wiedersheim).

2) Aus diesem Verhalten erhellt, dass die Ichthyoden und Derotremen bezüglich ihres Respirationsapparates den Salamandridenlarven gegenüber nicht als ursprüngliche, primitive, sondern als mehr oder weniger rückgeblidete Formen gelten müssen, die auf einem Uebergangsstadium zur Salamandridenform stehen geblieben sind.

3) Boas verdanken wir interessante Mittheilungen über den zwischen den einzelnen Kiemenbogen liegenden Filtrir-Apparat oder „Siebapparat" des Frosches, wodurch das Eindringen von grösseren, festeren Speisetheilen von der Mundhöhle in den Kiemenraum verhindert wird. Der Apparat stellt eine veränderte reich differenzirte Form jener, auch bei Urodelen und Fischen an den Kiemenbogen sitzenden, knorpelartigen Fortsätze dar. Das Blut gelangt zu ihm aus den Kiemenarterien (venös) und wird an die Körpervenen abgegeben.

rückt. Dabei kann sie paarig bleiben oder rücken die beiden Oeffnungen immer weiter gegen die ventrale Mittellinie herunter, bis sie schliesslich zu einer einzigen, kleinen, in der Mitte der Bauchwand gelegenen Oeffnung confluiren. Letzteres ist z. B. bei Alytes der Fall [1]). Bei Rana liegt die Oeffnung links.

Welch bedeutenden Variationen die äusseren Kiemen gewisser Amphibien in formeller Beziehung unterliegen können, beweist am besten Notodelphys, wo es zur Entwicklung von glockenförmigen Kiemen kommt. Diese stehen durch einen hohlen Stiel mit dem Kiemenbogen in Verbindung und tragen ein respiratorisches Gefässnetz (Weinland).

Aehnliche Verhältnisse finden sich bei den Larven der Gymnophionen, wie z. B. bei Coecilia compressicauda. Hier existiren zwei 55 mm lange, glatte, unregelmässig gestaltete, verschieden zusammengeschnürte Blasen, auf welchen sich ein Gefässstamm verzweigt und welche an der schmalen, queren Basis mit einander zusammenhängen. Wahrscheinlich liegen sie dem Körper dicht an, doch lässt sich darüber vor der Hand noch nichts Sicheres aussagen. An der epidermislosen, queren Narbe, welche diese Blasen nach ihrem Abfallen hinterlassen, bemerkt man jederseits ein kleines Loch, das Lumen eines oder zweier Gefässe, welche mit dem Aortenbogen ihrer Seite in Verbindung stehen (Peters).

Die eben geschilderte Form eines Kiemenapparates scheint übrigens nicht allen Gymnophionen, ja nicht einmal durchweg allen Exemplaren einer und derselben Gattung zuzukommen. So besitzt Caecilia oxyura jederseits am Hals ein Kiemenloch und ähnlich verhält es sich mit Epicrium glutinosum, wo Joh. Müller jederseits sogar zwei Oeffnungen, eine grosse, hintere und eine viel kleinere, vordere nachgewiesen hat. Beide liegen in der Tiefe einer Grube der Nackenhaut und münden zwischen den Kiemenbogen in die Mundhöhle aus. Nach Sarasin entspringt bei Epicrium glutinosum jederseits hinter dem Kopf ein Büschel straussenfederartig aussehender, blutrother, äusserer Kiemen, die in der Eiflüssigkeit beharrlich hin- und widerspielen. Sie sind von ungleicher Länge und die längste misst 2 cm, die kürzeste nur 9 mm.

---

1) Nach A. Schneider tritt der Wasserstrom bei Larven von Rana temporaria synchron mit dem Herzschlag durch Mund und Nase ein, wobei sich beide rhythmisch öffnen und schliessen. Nachdem die Kiemenöffnung geschwunden ist, entsteht jederseits eine neue Kiemenöffnung, welche unmittelbar vor der Vorderextremität gelegen ist. In diesem Stadium bewegt der Frosch das Maul wie ein Fisch und das Wasser tritt aus beiden Kiemenöffnungen heraus. Beim ruhigen Athmen wirken dabei die öffnenden und schliessenden Muskeln der äusseren Nasenlöcher nicht mit.

Bei Alyteslarven habe ich mich sicher davon überzeugt, dass das Wasser nur durch die Nasenlöcher und zwar ruck- oder stossweise eintritt und dass es durch die unpaare ventrale Kiemenöffnung wieder ausgestossen wird.

Bei Larven und Urodelen (Triton cristatus und Salamandra maculosa) tritt kein Wasserstrom durch Mund und Nase ein und zu der Kiemenöffnung heraus, die Kiemenbüschel zucken vielmehr rhythmisch, synchron mit dem Herzschlag zusammen (44mal in der Minute). Aehnlich wird es sich wohl auch bei Ichthyoden verhalten.

J. G. Fischer scheint nicht dieser Ansicht zu sein, denn er sagt: Hier sorgen gewisse, klappenartige Hautsäume an den innern Nasenlöchern dafür, dass die eingeathmete Luft nicht wieder entweicht, und wie sich Fischer die Entstehung eines von der äusseren Luft abschliessbaren Vacuums in der Rachenhöhle vorstellt, habe ich in dem Capitel über die Myologie auseinandergesetzt.

Nach A. Schneider strömt bei erwachsenen Anuren und Urodelen ununterbrochen Wasser durch die Nasenhöhle und wird stossweise durch den Mund wieder entleert.

Wohl kaum ein anderes Organsystem reagirt so fein auf einen äusseren Reiz, wie das Respirations- und speciell das Kiemensystem. Abgesehen von dem oben erwähnten Verhalten von Salamandra atra, die es also bis zu ihrer Geburt zur Lungen-, also zur Luftathmung bringt, wird dies am klarsten bewiesen durch die von Weismann und Frln. von Chauvin erzielte künstliche Umwandlung des kiemenathmenden Axolotl's in die Amblystomaform. Eine weitere Illustration zu dem oben genannten Satz liefert ein von Frln. von Chauvin angestelltes Experiment. Sie schnitt die lebenden Larven aus dem Uterus einer Salamandra atra und setzte sie ins Wasser. In Folge davon schrumpften die langen Kiemen allmälig zusammen und verschwanden endlich ganz. An ihrer Stelle aber bildeten sich ganz kleine, neue, für das Wasserleben eingerichtete Kiemen, die sich von den verlorenen, für den Aufenthalt im Uterus eingerichteten, auch formell bedeutend unterschieden.

II. Schwimmblase und Lunge.

Schwimmblase und Lungen verfolgen, wie früher schon angedeutet wurde, insofern principiell denselben Entwicklungsmodus, als sie beide aus einer Ausstülpung des Darmrohres hervorgehen. Die dabei in Betracht kommende Differenz betrifft nur die Stelle, von welcher jene ausgeht, indem die Lungen stets ventral auswachsen, während die Schwimmblase, mit wenigen Ausnahmen (Polypterus, Erythrinen), dorsalwärts entstehen.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung treten dann bedeutendere Unterschiede auf, welche schliesslich alle darauf hinauslaufen, dass die Lunge unter den früher schon erwähnten Kreislaufsverhältnissen zu einem respiratorischen Organ sich entwickelt, während es sich bei der Schwimmblase um einen hydrostatischen Apparat handelt, der dem Fisch das Steigen und Sinken im Wasser ermöglicht.

Aus diesem Grunde müssen auch beide Organe besonders besprochen werden und ich beginne mit dem einfacheren derselben, mit der Schwimmblase.

1) Die Schwimmblase.[1]

Während Amphioxus und den Cyclostomen eine Schwimmblase gänzlich fehlt, darf bei Selachiern vielleicht ein kleines Divertikel der dorsalen Schlundwand als Andeutung einer solchen betrachtet werden (Miklucho-Maclay).

Den Ganoiden kommen Schwimmblasen allgemein, den Teleostiern sehr häufig zu. Während sich aber bei jenen constant ein

1) Auf Grund dieses verschiedenen Verhaltens unterscheidet P. Albrecht bei den Wirbelthieren eine Schwimm- und eine Stimm-Blase („vessie oratoire"), die wegen ihrer verschiedenen Lagebeziehungen zum Darmrohr einander nicht homolog sein können. Die stets dorsal entspringende Schwimmblase tritt nach A. in ihren letzten Spuren normalerweise in Form der (zum Theil vom Musc. cricopharyngeus überzogenen) retropharyngealen Rachentasche („Coecum oesophagi") der Schweine, Kamele und Elefanten auf; ja sie findet sich sogar, wenn auch nur inconstant, als sogenanntes Diverticulum retropharyngeum, beim Menschen.

Die Stimmblase erscheint nach Albrecht zuerst als die ventral aus dem Darm entspringende, sogenannte Schwimmblase des Polypterus, ferner als der ebenso gelagerte Luftsack von Diodon und Tetrodon, welche beide ausserdem noch eine wirk-

offener, kurzer, den Vorderdarm mit der Schwimmblase verbindender Luftgang (Ductus pneumaticus) findet, kann derselbe bei Teleostiern einer grösseren oder geringeren Reduction unterliegen. In Folge davon kann, wie ich schon bei der Beschreibung des Vorderdarmes erwähnt habe, die Schwimmblase vom Darmrohr ganz abgeschnürt werden und aus diesem Grunde spricht man von Teleostiern mit geschlossenem Luftgang, oder von Physoklisten und stellt ihnen die Physostomen gegenüber. Da bei den ersteren, zu welchen die Acanthopteri, Anacanthini, Pharyngognathi und Lophobranchii gehören, die Luft unmöglich vom Schlund her eindringen kann und dieser Luftweg auch bei vielen Physostomen (Silurus, Cyprinus) äusserst eng und lang, also schwer passirbar ist, so liegt der Gedanke sehr nahe, dass die in der Schwimmblase enthaltene Luft von den Wandungen der Schwimmblase selbst ausgeschieden und durch jenen Gang nur ausgestossen werde (Gegenbaur).

Die auf einem sehr grossen Untersuchungsmaterial basirenden Studien Bjeletzki's beweisen, dass die in der Fischblase vorhandenen Gase bis zu 81—98 % aus Stickstoff, aus 70 (meist weniger!) bis 20 % aus Sauerstoff und 0,6 bis 2—5—7 (selten mehr) % Kohlensäure bestehen. Thiere, die Monate hindurch künstlich unter Wasser gehalten wurden, zeigten dieselbe Gaszusammensetzung; diese Gase konnten also nicht durch Verschlucken von Luft an der Oberfläche des Wassers entstanden sein und auch die Verdauung ist auszuschliessen. Es handelt sich vielmehr um eine Entziehung der im Wasser enthaltenen Luft und um ein Gelangen derselben ins Fischmaul. Sie vertheilt sich im Blute der Kiemen; der Sauerstoff wird langsam vom Blut assimilirt, der Rest dagegen, Stickstoff und etwas Sauerstoff, werden von dem Blut der Capillargefässe der Schleimhaut der Schwimm-Blase an letztere abgegeben. Also ist in letzter Instanz das Blut und die Lymphe die Quelle des Gasinhaltes der Fischblase.

Die Schwankungen bezüglich der Einmündungsstelle (bald weiter vorne, bald weiter hinten) des Ductus pneumaticus in den Vorderdarm habe ich ebenfalls schon früher erwähnt, so dass ich darauf nicht zurückzukommen brauche (vergl. das Capitel über den Vorderdarm der Fische).

Schon bei Ganoiden macht sich eine grosse Mannigfaltigkeit in dem Verhalten der Schwimmblase bemerklich, stets aber ist sie von ansehnlicher Grösse und liegt, wie bei allen Fischen, retroperitoneal dorsalwärts im Leibesraum zwischen Wirbelsäule (resp. Aorta und Nieren) und Darmcanal.

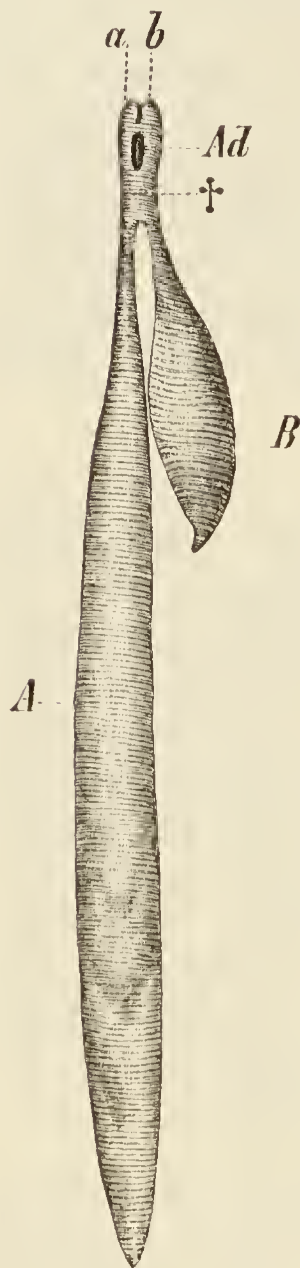
Bei Acipenser hat sie eine ovale, nach hinten leicht zugespitzte Form, ist ebenso braun pigmentirt wie der Darm und innen von einem Flimmerepithel ausgekleidet (Leydig). Sie steht mit der dorsalen

---

liche, dorsale Schwimmblase besitzen, endlich als Tractus respiratorius laryngopulmonalis bei den Dipnoërn, Amphibien und Amnioten.

Kehlkopf, Luftröhre und Lungen hält Albrecht für ein normales Hypopharyngealdivertikel und macht dabei auch auf die hie und da offen bleibende zweite postorale Kiemenspalte (Fistula colli congenita) des Menschen, welche ursprünglich zwischen dem Zungenbeinbogen (Processus styloideus ossis temporum + cornu minus ossis hyoidei) und dem ventralen Rudimente des I. Kiemenbogens (cornu majus ossis hyoidei) liegt, aufmerksam. Später rückt dann das Ostium cutaneum tiefer herab und liegt unmittelbar über dem Sterno- clavicular-Gelenk. — Albrecht nennt dieses Divertikel das laterale Divertikel des Pharynx (Parapharyngealdivertikel).

Wand des spindelförmig erweiterten, ersten Magenabschnittes (vergl. das Capitel über den Vorderdarm) durch eine schlitzartige Oeffnung in offener Communication und reicht nicht sehr weit nach hinten, so dass sie von derjenigen des Löffelstörs an Länge übertroffen wird. Im Uebrigen zeigen beide viel Aehnlichkeit mit einander.



Von besonderem Interesse ist die Schwimmblase von Polypterus (Fig. 476), deren Eingang, ganz wie der Aditus ad laryngem der höheren Wirbelthiere, sich an der ventralen Circumferenz des Oesophagus befindet. Durch diesen Eingang *(Ad)*, welcher einen grossen, von starken Lippen und einem musculösen Sphincter umsäumten Längsschlitz darstellt, geräth man zunächst in ein enges, unpaares Cavum (†), von dem nach vorne zwei minimale blinde Aussakkungen sich erstrecken, und welches nach hinten in die paarige Schwimmblase (*A*, *B*) hinein führt. Jede Seitenhälfte beginnt mit einer schmalen Röhre, die sich aber bald nach hinten zu trichterartig erweitert. Die linke Hälfte ist viel kürzer als die rechte, stark spindelartig aufgetrieben und spitz endigend; die rechte dagegen, welche auf ihrer dorsalen Seite von den beiden Vagusstämmen begleitet wird, besitzt eine langgestreckte, cylindrische, nach hinten ebenfalls zugespitzte Form und reicht bis zum Ende der Leibeshöhle. Die ganze Schwimmblase wird von mehreren, gekreuzten Schichten einer quergestreiften Muskulatur überzogen (Wiedersheim).

Fig. 476. Schwimmblase von Polypterus, von der Ventralseite.
Ad Eingang, durch welchen man in ein unpaares Cavum † geräth, *ab* kopfwärts gerichtete, blinde Aussackungen, *A* rechte, *B* linke Hälfte der Schwimmblase.

Bei Lepidosteus zeigt die Schwimmblase ein von derjenigen des Polypterus verschiedenes Verhalten und dies bezieht sich nicht allein auf die Structur der Schwimmblase selbst, sondern auch auf den Eingang (Fig. 477, **A**, †), der, obgleich an der dorsalen Rachenwand gelegen, doch in einen kehlkopfartigen, aus Faserknorpel gebildeten Vorraum hineinführt (Fig. 477, **B**, *VR*). Erst aus letzterem, welcher lateralwärts taschenartige Aussackungen (Fig 477, **) erzeugt und sich mit einer senkrecht auf der Körperlängsaxe stehenden Spalte [1]) nach hinten öffnet (Fig. 477, **A**, *Sp*), geräth man in die eigentliche Schwimmblase hinein. Jene Spalte erinnert auffallend an eine Stimmritze und ich bin auch überzeugt, dass die sie lateralwärts begrenzende, elastische Membran (vergl. die Anmerkung) durch die aus der Schwimmblase aus-

1) Diese Spalte liegt in der Mitte einer elastischen, quer zur Körperlängsaxe liegenden Membran und diese bildet, indem sie den vordersten kuppelartigen Abschluss der Schwimmblase repräsentirt, einen spitzen Winkel mit der Ebene (dorsale Rachenwand), in welcher der äussere Eingangsschlitz gelegen ist. Vergl. Fig. 477 A, B. Letzterer wird von zwei faserknorpeligen Lippen umsäumt und an diesen inserirt sich ein mit dem grössten Theil seiner Fasern breiter, fächerförmiger Dilatator, welcher von den bezahnten Schlundknochen entspringt (Wiedersheim).

strömende Luft in tönende Schwingung versetzt werden kann (Wiedersheim).

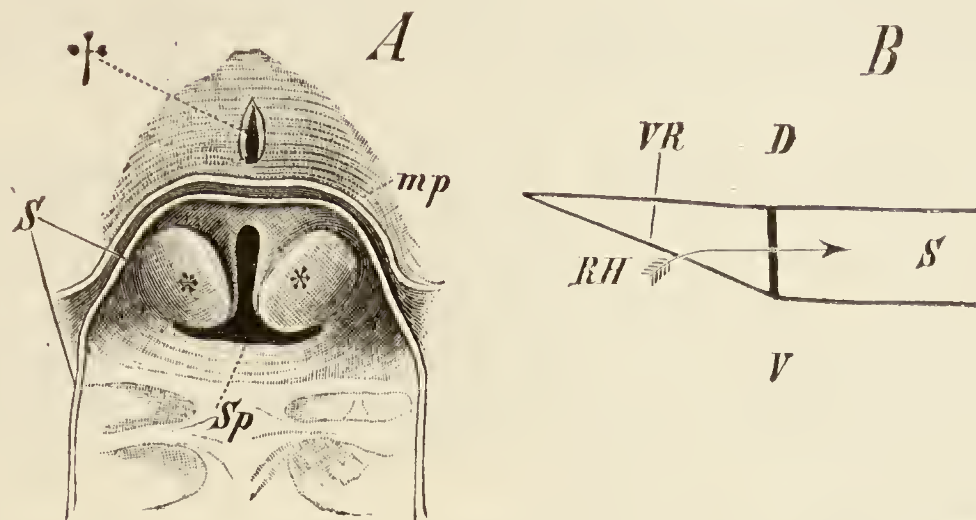


Fig. 477. Eingang zur Schwimmblase des Lepidosteus.

A von der ventralen Fläche gesehen, die ventrale Schwimmblasenwand ist abgetragen und man sieht bei *S* den Schnittrand. † Eingang zu dem kehlkopfartigen Vorraum, von der Mucosa oris *mp* umgeben, *Sp* Spalte, welche aus jenem Vorraum in die Schwimmblase führt; sie ist bei * * von zwei Ausbuchtungen begrenzt.

B Schematischer Längsschnitt durch den Vorraum *VR* und den Anfang der Schwimmblase *S*. Beide sind durch eine Membran getrennt, welche von der Spalte *Sp* auf Fig. *A* durchbrochen ist (der Pfeil deutet dies an), *RH* Rachenhöhle, *D* Dorsal-, *V* Ventralseite.

Die Schwimmblase (*S*) selbst ist ein riesiger, unpaarer Sack, der sich fast durch die ganze Leibeshöhle erstreckt und der mit der dorsalen Magenfläche sowohl als mit der Aorta aufs Innigste verlöthet ist. Ihrer ganzen dorsalen Mittellinie entlang verläuft auf der Innenfläche ein breites, fibröses Band (Fig. 478, *B*), wodurch vielleicht ihre paarige Anlage angedeutet wird.

Von hier aus entspringt — und dadurch steht die Schwimmblase von Lepidosteus in schroffem Gegensatz zu der glattwandigen von Polypterus, Spatularia und Acipenser — in querer Richtung ein in das Lumen prominirendes Trabekelsystem, dessen grössere Spangen nach Art von Schiffsrippen die Wand der Schwimmblase, in regelmässigen Intervallen, seitlich umgreifen und bis zur ventralen Mittellinie hinabreichen. Indem nun diese Querbalken durch Bälkchen zweiter und dritter Ordnung arcadenartig mit einander verbunden werden, resultirt daraus jenes maschige Gefüge, wie es die Schleimhautfläche der Dipnoër — und in der Regel auch die Amphibienlunge characterisirt. Hier wie dort handelt es sich um ein starkes Gefässnetz, welches die Schleimhaut in der geschilderten Weise einbaucht, um so eine Vergrösserung ihrer Fläche zu bewirken und der Diffusion der Gase einen möglichst grossen Spielraum zu gewähren. Welcher Art aber diese Gase bei Lepidosteus sind, lässt sich vor der Hand noch nicht entscheiden (vergl. die Anmerkung auf pag. 615).

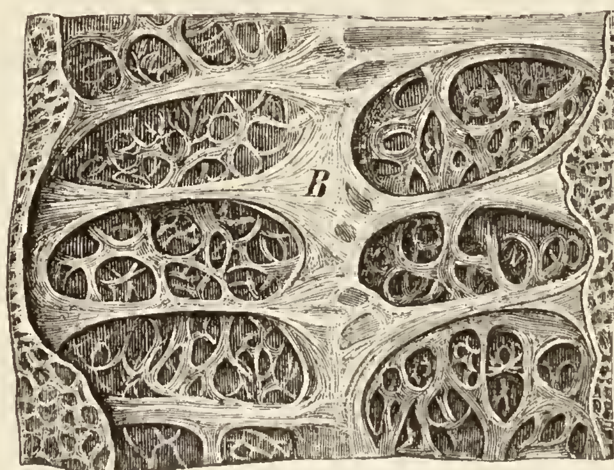


Fig. 478. Innenfläche der Schwimmblase von Lepidosteus, mit dem Trabekelsystem. *B* Fibröses Längsband.

Ich habe mich absichtlich bei der Schilderung der Schwimmblase von Lepidosteus länger verweilt, weil wir darin den ersten wichtigen Anfang zur Bildung eines Organs zu erblicken haben, wie es uns in der Lunge der Dipnoi entgegentritt. Ehe wir uns aber dazu wenden, wollen wir noch der Schwimmblase von Amia und der Teleostier gedenken.

Was die erstere betrifft, so ist sie ungleich voluminöser, als bei irgend einem andern Ganoiden und erstreckt sich in aufgeblasenem Zustand, als ein monströser, wurstförmiger Sack, von den letzten Pharyngealknochen bis zum Anus. An ihrem Vorderende spaltet sie sich in zwei kurze Blindsäcke, im Uebrigen aber ist von einer paarigen Anlage Nichts zu bemerken. Die Schleimhaut bildet auch hier wieder das uns von Lepidosteus her bekannte Balkennetz, allein ohne jene regelmässige arcadenartige Anordnung.

Die Schwimmblase der Teleostier ist so ausserordentlich vielgestaltig, dass sich dieselbe nicht so leicht, wie die der Ganoiden, in einige Haupttypen zusammenfassen lässt. Ich muss daher bei ihrer Schilderung übersichtlicher verfahren und verweise für die specielleren Details auf die Schriften Joh, Müller's, Cuvier's Stannius' und Rathke's.

Um gleich wieder an die Schwimmblase von Amia und Lepidosteus anzuknüpfen, so will ich bemerken, dass ähnliche Verhältnisse, was die trabeculäre, maschige Structur der Mucosa betrifft, auch bei Teleostiern vorkommen, wie z. B. bei Gymnarchus und in der Familie der Siluroiden. Dabei handelt es sich entweder um gröbere Kammerbildungen oder um eine feinzellige Structur, oder endlich um einen Kranz kleiner, blinddarmähnlihher Anhängsel, wie z. B. bei Pimelodus makropterus[1]). Ausbuchtungen und mannigfache, bis zu drei hinter einander liegende Theilungen finden sich namentlich an jenen Schwimmblasen, welche eines Ductus pneumaticus entbehren.

In manchen Fällen beschränkt sich die Schwimmblase nicht auf die Leibeshöhle, sondern überschreitet dieselbe nach hinten zu und schiebt sich mit zwei Ausläufern uuter der Musculatur des Schwanzes hin (viele Acanthopteri, Sparoiden, Maenides etc.) oder kommt ihr Hinterende in die sehr erweiterten unteren Bogen der Caudalwirbel zu liegen etc. etc.

Ueber die Herstellung einer Knochenkette zwischen Schwimmblase und Gehörorgan, wie sie den Cyprinoidei, Characini, Siluroidei und Gymnotini zukommt, habe ich mich schon im Capitel über das Gehörorgan ausgesprochen [2]).

Bei manchen Fischen (Cyprinoiden und Siluroiden) liegt die Schwimmblase nicht frei in der Leibeshöhle, sondern wird ganz oder theil-

---

1) Pimelodus filamentosus, der dreimal so lange Bartfäden wie sein Körper besitzt, hat, wie die Cyprinoiden, zwei hinter einander liegende, ganz getrennte glatte Schwimmblasen, beide durch und durch zellig. Aus der vorderen geht der Luftgang ab. Bei Erythrinus, wovon ebenfalls manche Arten einen zelligen Bau der Schwimmblase besitzen, mündet der Luftgang rein lateral in den Schlund (Joh. Müller).

2) Nach Benett ist beim Häring das Hinterende der Schwimmblase in einen etwa halb Zoll langen, muskulösen Canal ausgezogen, der hinter dem After, gewöhnlich links von der Geschlechtsöffnung frei nach aussen mündet. Dieser Gang scheint auch mit dem Geschlechtsrohr zu einem gemeinsamen Endstück zusammenfliessen zu können. Rathke hat Aehnliches auch schon gesehen.

weise von einer Knochenkapsel umschlossen, die von der ventralen Seite der Wirbel ausgeht.

Endlich will ich noch erwähnen, dass da und dort, wie z. B. in der Familie der Siluroiden, Vorrichtungen existiren, wodurch die Luft der Schwimmblase willkürlich entleert werden kann. Wieder bei andern (Ophidini mit Einschluss der Gattung Encheliophis) kann der vordere Theil der Schwimmblase durch Muskelzug temporär nach vorne verlängert werden. Eigene quergestreifte Muskeln, wie sie uns z. B. schon bei Polypterus begegnet sind, und wodurch die in der Schwimmblase befindliche Luft willkürlich verdichtet werden kann, finden sich bei sehr vielen Fischen.

Ueber die in der Wandung der Schwimmblase befindlichen Wundernetze werde ich später beim Gefässsystem berichten [1]).

2) Die Lungen.

Die Lungen setzen bei 5—6 mm langen menschlichen Embryonen — und dies fällt bei Reptilien-Embryonen noch mehr in die Augen — die Serie der Vorderdarmausstülpungen d. h. der Kiementaschen einfach fort, so dass man sich, wie oben schon bemerkt, füglich fragen kann, ob die Lungen phylogenetisch nicht ein letztes Paar von Kiementaschen darstellen, die nach aussen nicht mehr zum Durchbruch gelangen.

Was die bei ihrer Entwicklung in Frage kommenden Vorgänge betrifft, so sollen sie im Folgenden kurz skizzirt werden.

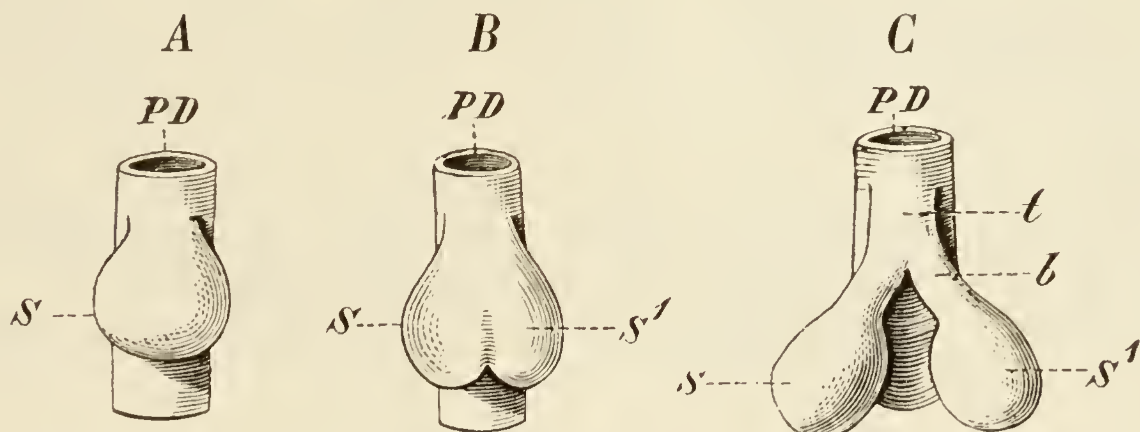


Fig. 479. *A, B, C* Schematische Darstellung der Lungenentwicklung.
PD Primitives Darmrohr, *S S*¹ das anfangs unpaare, später aber paarig werdende Lungensäckchen, *t* Trachea, *b* Bronchus.

Der Vorderdarm geht dicht hinter den Kiemenspalten in eine seitlich comprimirte Gestalt über und wird durch eine rechte und linke Längsfurche in einen dorsalen und ventralen Abschnitt zerfällt. Letzterer treibt, (vergl. die Entwicklung der Leber, Fig. 480, *l*), am unteren Ende eine sackförmige Ausstülpung hervor, die erste Anlage der Lunge.

Nach kurzer Zeit zerfällt das Lungensäckchen, das mit weiter Oeffnung (also ohne eigentliche Canalbildung) in das Darmlumen schaut,

1) Die da und dort vorkommende Stimmbildung bei Fischen (Characinen, Cyprinoiden und Siluroiden) beruht auf der Luft in der Schwimmblase, deren muskulöse Wandungen sich rhythmisch contrahiren und die vibrirende Bewegung auf die betreffende Luftsäule übertragen. Wie oben schon bemerkt, wäre es von Interesse, auf diesen Punct auch den Lepidosteus zu prüfen.

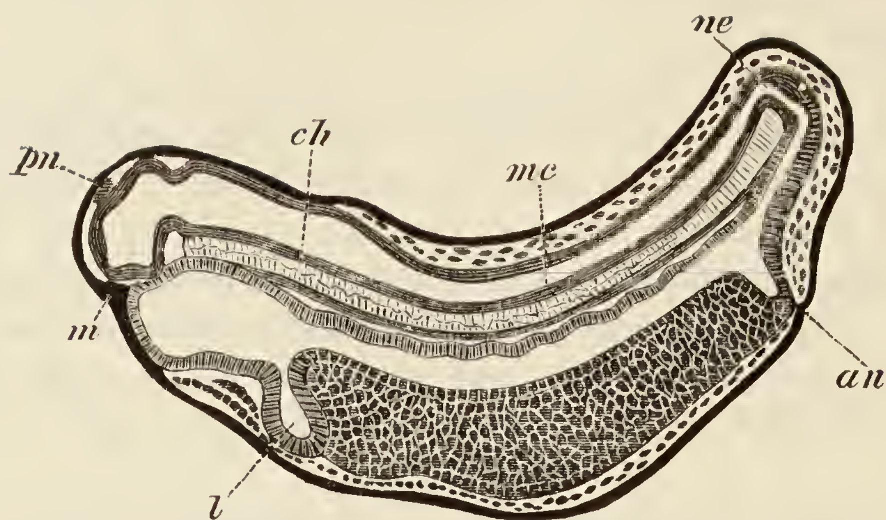


Fig. 480. Längsschnitt durch einen älteren *Bombinator*-Embryo. (Nach Götte).
m Mund, *an* After, *l* Leber, *ne* neurenterischer Canal, *mc* Medullarrohr, *ch* Chorda, *pn* Zirbeldrüse.

in zwei Lappen, welche an ihrer hinteren Circumferenz immer freier werden und sich vom Darmrohr mehr und mehr emancipiren. Indem nun dieser Process [1]) weiter fortschreitet, kommt es endlich auch zu einer Abschnürung des vorderen Lungenabschnittes, welcher schliesslich nur noch mittelst eines immer länger sich ausziehenden Rohres mit dem Darmrohre in Verbindung steht. Dies ist die **Luftröhre (Trachea)** und während diese mit ihrem oberen, zum **Kehlkopf (Larynx)** sich differenzirenden Ende durch eine schlitzartige Oeffnung zeitlebens mit dem Darmlumen communicirt, stellt ihr hinteres, in die beiden Lungenhälften sich einsenkendes, gegabeltes Ende die sogenannten **Bronchien** dar.

Daraus erhellt, dass die Lunge ursprünglich, d. h. in phyletischer Beziehung, als ein unpaares Gebilde und dass die Herausbildung einer Trachea als ein secundärer Vorgang zu betrachten ist.

An dieser Entstehungsweise der Lunge sind beide Blätter des

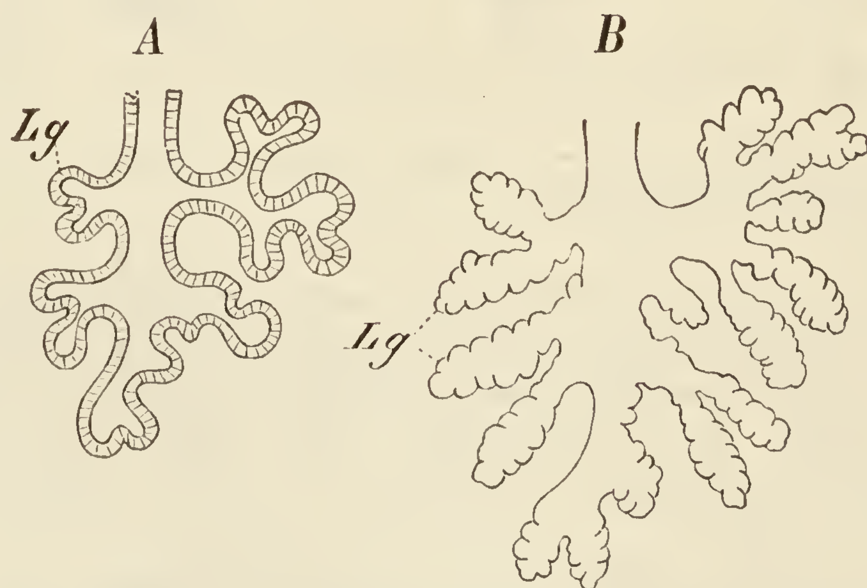


Fig. 481. Zwei Entwicklungsstadien der Säugethierlunge; *A* früheres, *B* älteres Stadium.
Lg in *A* bezeichnet die primären, *Lg* in *B* die secundären Lungenbläschen.

1) Nach K. E. v. Bär und Kölliker ist die Anlage der Lunge gleich von Anfang an eine paarige.

Darmcanales, das Mesoderm und das Entoderm, betheiligt, letzteres aber spielt in den ersten Entwicklungsstadien weitaus die Hauptrolle und ist als das eigentliche, treibende, formative Princip zu betachten. Es erzeugt hohle Aussackungen und Knospen, welche in das umgebende mesodermale Gewebe hineinwuchern und unter immer fortdauernder Abschnürung ein ganzes Bäumchen von hohlen Canälen (c. l. Bronchien) mit kolbig angeschwollenen Enden erzeugen (Kölliker).

Indem sich nun jene Bläschen (Fig. 481, *Lg, Lg*) durch weitere Abschnürungen fortwährend vermehren, umgeben sie sich zugleich mit einem Capillarnetz und weiterhin macht sich in den Wandungen des gesammten respiratorischen Höhlensystems ein starker Reichthum an glatten Muskelfasern bemerklich. Die Lichtung wird von einem Flimmerepithel ausgekleidet und dieses tritt sowohl in der Luftröhre als in allen Bronchien auf.

Bis jetzt unterschied sich die Lunge, bezüglich ihrer Genese, in Nichts von dem Typus einer gewöhnlichen, traubenförmigen Drüse; im weiteren Verlauf der Entwicklung aber ändert sich dieses. Die letzten Bronchialenden mit den aufsitzenden Lungenbläschen (Fig. 481, **A**, *Lg*) — man kann letztere als die primären bezeichnen — treiben Knospen (secundäre Lungenbläschen), die aber nicht mehr (wie früher) von einander sich trennen und gestielt werden, sondern alle mit einander verbunden bleiben und in einen gemeinsamen Hohlraum (Infundibulum) einmünden Fig. 481, **B**, *Lg*), welcher in jedem kleinsten Lungenlappen gelegen ist [1]).

In jenen Hohlräumen findet, auf Grund des dieselben umspinnenden Gefässnetzes, die Diffusion der Gase statt.

So können wir also Alles kurz dahin zusammenfassen, dass das Entoderm die epitheliale Auskleidung des gesammten Binnenraumes der Lunge, das Mesoderm aber die elastischen, musculösen, knorpeligen und bindegewebigen Hüllmassen sowie die Gefässe liefert.

Obige Schilderung bezieht sich im Wesentlichen auf die Verhältnisse bei Säugern und speziell auf diejenigen vom Menschen, wo sie namentlich von Kölliker aufs Genaueste studirt worden sind. Mit leichter Mühe jedoch lässt sich die, häufig ungleich einfachere, sonst aber auf demselben Grundprincip beruhende Lungenentwicklung der übrigen Vertebraten davon ableiten. Ja letztere findet sogar noch

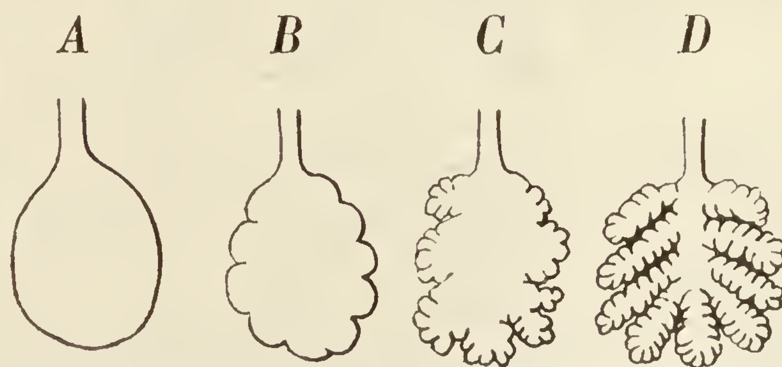


Fig. 482. *A—D* Schema der phylogenetischen Entwicklung der Lunge. (Successive Vergrösserung der respirirenden Fläche).

---

1) Nach Stieda stellen die sogenannten Aveolengänge (Franz Eilh. Schulze) unregelmässig verästelte, blind endigende Canäle dar, welche allseitig mit kleinen, halbkugeligen Ausbuchtungen (Alveoli) besetzt sind. Es ist kein Grund vorhanden, die blinden Enden der Alveolengänge „Infundibula" zu nennen (Stieda).

bei Säugethieren entwicklungsgeschichtlich (bis zu einem gewissen Grade wenigstens) eine Repetition. Wie hier, in vorübergehender Weise, die primären Lungenbläschen anfangs auf die Oberfläche der Lungenlappen beschränkt sind, so sehen wir dieses Verhalten in der Lunge der Dipnoër, der Amphibien, ja sogar noch bei vielen Reptilien typisch geworden. Hier handelt es sich, wie ich später des Näheren erörtern werde, um einen centralen Hohlraum und um eine Zone wandständig liegender Lungenzellen. Indem nun letztere an Dicke gewinnt und centralwärts vorrückend den Binnenraum beschränkt, wird schliesslich die ganze Lungensubstanz durch und durch aus spongiösem zelligem Gewebe bestehen, so dass die respiratorische Fläche ins Ungeheure vermehrt erscheint.

Aus diesen entwicklungsgeschichtlichen Bemerkungen ist unter Anderem hervorgegangen, dass man an jeder Lunge naturgemäss eine solche im engeren Sinn, sowie zuführende Luftwege unterscheiden kann. Beide sollen nun für sich betrachtet werden.

Luftwege.

Sie zerfallen von oben nach unten in drei Abtheilungen, nämlich in den **Kehlkopf** oder **Larynx,** in die **Luftröhre (Trachea)** und in deren mehr oder weniger reich verästigte Fortsetzungen oder die **Bronchien.**

Neben einem dilatatorischen Muskelapparat sorgen in der Regel zahlreiche in die Canalwandungen eingesprengte Knorpelelemente für ein Offenbleiben des ganzen Organes, so dass die Luft stets leicht ein- und ausströmen kann.

Im Allgemeinen lässt sich sagen, dass die Länge der Luftwege wie vor Allem der Trachea in gerader Proportion zur Körper- resp. zur Halsform liegt, eine Thatsache, die uns schon durch die Amphibien nahe gelegt wird.

a) DIPNOËR UND AMPHIBIEN.

Ganz ähnlich wie der Eingang in die Schwimmblase der Fische gestaltet sich der Eingang zu den Lungen bei Protopterus. Wie bei Polypterus liegt er rein ventral in der Medianlinie, hinter der letzten Kiemenspalte und stellt einen kurzen, von einer ringförmigen Falte (Fig. 484, *F*) umgebenen Längsschlitz (*AJ*) dar. Nach vorne von ihm liegt eine aus zellenreichem Faserknorpel bestehende weisse, zungenförmige Platte, die schwach ins Rachenlumen hereinspringt und mit ihrem hinteren, ausgeschnittenen Rand den obgenannten Längsschlitz umfasst (Fig 483, *FK*). Seitlich von letzterem, d. h. in den ihn begrenzenden Falten, findet sich keine Spur von Knorpel, so dass also dem Protopte-

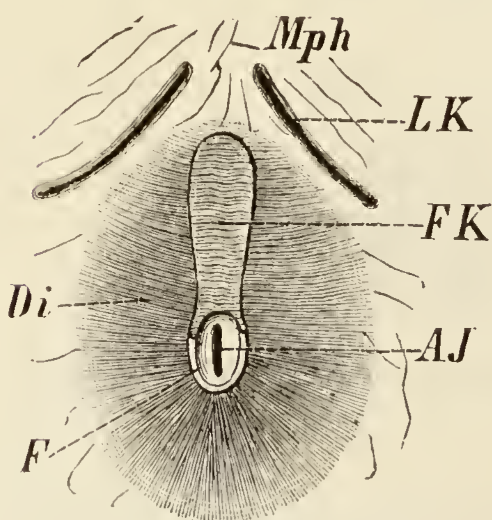


Fig. 483. Eingang zum Kehlkopf von Protopterus.
Mph Mucosa pharyngis, *LK* Letzte Kiemenspalte, *FK* Faserknorpelige Platte, *AJ* Aditus ad laryngem, *F* Ringfalte, *Di* Musculus dilatator.

rus ein tracheales oder gar laryngeales Knorpelgerüste gänzlich abgeht. Jener zungenförmige Faserknorpel ist mit einem solchen nicht zu parallelisiren, denn er erscheint als aus der aponeurotischen Ausstrahlung eines mächtigen Dilatators hervorgegangen, dessen rediär gerichtete Fasern sich auch rings um den Längsschlitz inseriren (Fig. 483, *Di*). Seine Wirkung besteht in einem Offenhalten des Längsschlitzes und in einer Glättung der ihn umgebenden Schleimhaut, so dass er von einem festen Rahmen umspannt wird. Einen Sphincter vermochte ich nicht aufzufinden.

Durch den Längsschlitz geräth man in einen kurzen, beutelartigen Raum und von diesem aus in die Lungen.

Eine eigentliche Luftröhre ist also nicht vorhanden und dies gilt eben so gut für Proteus und Menobranchus, indem man auch bei diesen beiden durch den minimalen Längsschlitz [1]) in einen weiten sackartigen, die Vorderenden der beiden Lungen commissurartig mit einander verbindenden Raum geräth. Allein insofern macht sich hier — und dies gilt für alle Ichthyoden, also auch für Siren, — ein Fortschritt bemerklich, als sich zu beiden Seiten des Längschlitzes ein kleiner Hyalinknorpel (Fig. 485, **A**, *a*) entwickelt, der mit seiner Spitze nach vorne sieht, während sein hinteres verbreitertes Ende den Längsschlitz nach hinten beträchtlich überragt und auf jenen sackartigen trachealen Vorraum übergreift, dessen Wand er theilweise ausgespannt hält. Zwischen rechts und links herrscht dabei durchaus nicht immer eine genaue Symmetrie.

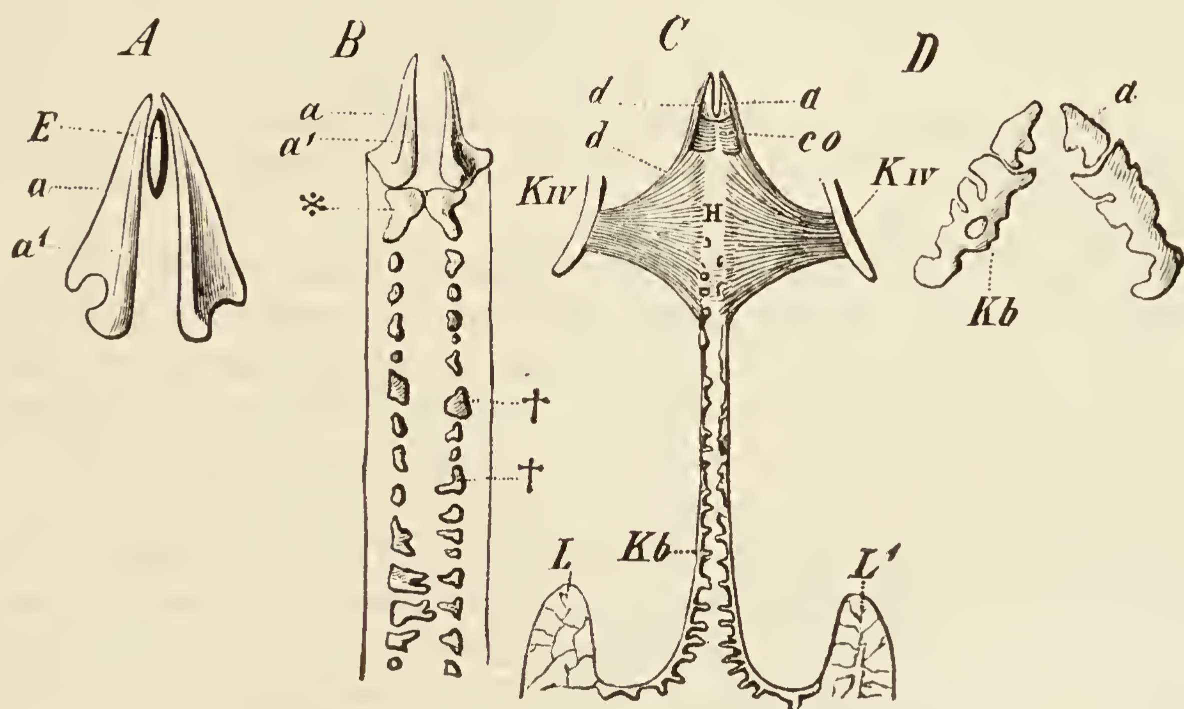


Fig. 484. Kehlkopf und Trachealgerüste von Urodelen.
A von Menobranchus, *B* von Siren lac., *C* von Amphiuma, *D* von Salamandra mac.
a Die den Aditus ad laryngem (*E*) seitlich begrenzenden Knorpelblättchen, a^1 Muskelleiste an ihrem medialen Rand, * Knorpel, die als Vorläufer der Cartilago cricoidea der höheren Wirbelthiere zu betrachten sind, † † Knorpelsplitterchen in der Trachea von Siren, die bei Amphiuma und Salamandra bereits zu Knorpelbändern (*Kb*) zusammengeflossen sind, *KIV* vierter Kiemenbogen, von welchem der Dilatator tracheae (*d*) entspringt. Dieser fliesst von beiden Seiten her in der Trachealwand zu einer aponeurotischen Haut (*H*) zusammen und strahlt mit seinen vordersten Fasern (das vordere *d* in Fig. *C*) an den Knorpel *a* aus, so dass er auch als Dilatator laryngis fungirt, *co* M. constrictor laryngis, *L*, L^1 Lungen.

1) Er ist auch bei Amphiuma und Menopoma von auffallender Kleinheit, denn ich finde ihn bei einem mir vorliegenden 76 Centim. grossen Exemplar von Amphiuma nicht länger als zwei Millimeter (Wiedersheim).

Der mediale Rand jener beiden Knorpel (Fig. 485, A, *a*[1]) trägt eine hohe Ansatzleiste für einen Musculus constrictor (*co*), welch' letzteren ich aber nur bei Siren lacertina deutlich ausgeprägt finde, während er den beiden anderen Ichthyoden zu fehlen scheint. Diese besitzen aber einen kräftigen Dilatator (*d*) der von der medialen Seite des letzten Kiemenbogenpaares entspringt und der zugleich als Constrictor pharyngis fungirt (vergl. die Myologie). Seine Beziehungen zum Respirationsorgan sind erst secundär erworben (Wiedersheim).

Im Gegensatz zu allen übrigen Urodelen zeichnen sich Siren, Amphiuma und die Gymnophionen durch eine wohl differenzirte, eine Länge von 4—5 und mehr Centimetern erreichende Trachea aus. Das enge Rohr wird in seiner ganzen Ausdehnung von braun pigmentirten, in der Form sehr variirenden Knorpelsplitterchen gestützt, welche bei Siren in der vorderen Hälfte der Luftröhre in zwei lateralen, in der hinteren aber in vier Serien angeordnet sind. Sie setzen sich auch noch auf die kurzen Bronchien und von diesen auf den Anfang der Lunge fort[1]). Nie fliessen diese Knorpelchen zu Ringen zusammen, so dass sie noch keine bedeutenden Stützen für die Trachealwand abgeben. In viel höherem Grade ist dies schon bei Amphiuma der Fall, wo sie zu beiden Seiten der nach unten trichterartig sich erweiternden Trachea auf eine lange Strecke zu je einem continuirlichen, hyalinen, medianwärts ausgezackten Knorpelband zusammenschmelzen (Wiedersheim).

Bei Gymnophionen ist die Ringbildnng an der Trachea sowohl als an den kurzen, aber deutlich differenzirten Bronchien schon viel weiter gediehen, allein auch hier schliessen die Ringe dorsalwärts nicht zusammen.

Wie bei Siren so existirt auch bei Amphiuma ein mächtiger, vom IV. Epibranchiale entspringender Muskelfächer, der sich unter breiter Ausstrahlung seitlich an der Trachea inserirt und als Dilatator wirkt (Fig. 484, C, *d*)[2]).

Seine Wirkung beschränkt sich übrigens nicht allein auf die Trachea, sondern erstreckt sich auch auf die obgenannten, den Längsschlitz begrenzenden Knorpel, die von den nach vorne umbiegenden Fasern des Dilatator tracheae erreicht werden. Da nun letzterer ursprünglich ein Constrictor pharyngis ist, so ist der Satz erlaubt, dass der Dilatator laryngis, d. h. der M. crico-arytaenoideus posticus der höheren Typen (seine Homologie durch die ganze Thierreihe vorausgesetzt), von den Amphibien an aufwärts, aus einem zum Deglutitionsgeschäft in wichtiger Beziehung stehenden, bei Ganoiden schon in typischer Weise ausgeprägten Muskel hervorgegangen zu denken ist (Wiedersheim).

Wie bei Siren so ist auch bei Amphiuma ein Sphincter differenzirt, welcher den Aditus tracheae von der dorsalen bis zur ventralen Mittellinie von beiden Seiten her halbringförmig umgreift (Fig. 484, C, *co*). Ausser diesen Muskeln finden sich bei Siren noch zwei andere, wohl differenzirte Kehlkopfmuskeln, wovon der eine paarig in der Längs-

---

1) Die vordersten sind keulen- oder besser hammerförmig gestaltet (den Stiel nach hinten gekehrt), und ihnen sitzen die den Aditus ad tracheam begrenzenden Knorpel auf. Sie entsprechen der Cartilago cricoidea der höheren Wirbelthiere, die sich aber hier noch nicht zum Ring geschlossen hat (Wiedersheim).

2) Bei Amphiuma strahlt derselbe von beiden Seiten dorsal von dem Anfangsstück der Trachea in eine aponeurotische Haut aus, während ventralwärts die Muskelfasern direct in einander übergehen (Fig. 484, *C*, *H*).

richtung angeordnet ist und ventralwärts vom Aditus ad tracheam und von der Trachea selbst gelegen ist.

Für Menopoma gilt im Wesentlichen die Schilderung, welche ich von den Luftwegen von Siren und Amphiuma gegeben habe, allein die Trachea ist viel kürzer und der M. constrictor ist schwächer entwickelt.

Beim Axolotl sowie bei sämmtlichen Salamandrinen finden sich überall die uns schon von den Ichthyoden und Derotremen her bekannten unscheinbaren Knorpelchen am Eingang der Trachea (Fig. 484, **D**, *a*, *Kb*).

Sie sitzen nach rückwärts je einem kurzen, an seinen Rändern unregelmässig ausgezackten Knorpelbande auf, welches medianwärts umgerollt ist und so eine Hohlrinne erzeugt (Salamandra atra)[1]). Dadurch wird der kurze, tracheale, ähnlich wie bei Menobranchus und Proteus sich verhaltende Vorraum der Lunge ausgespannt erhalten. Eine eigentliche Trachea ist also nicht vorhanden und insofern stehen die Salamandrinen noch auf primitiverer Stufe als Siren und die Derotremen (vergl. das Circulationssystem). Dass aber die Knorpelbänder der ersteren den hier zu einem Stück zusammengeflossenen Trachealknorpeln der letzteren entsprechen, braucht wohl nicht erst betont zu werden. Somit handelt es sich nicht erst bei höheren Urodelen um eine „Abgliederung“ jener, den Luftröhreneingang begrenzenden Knorpel, sondern letztere sind die phyletisch ältesten Knorpelgebilde des ganzen Canalsystems, an welche sich caudalwärts die eigentlichen Tracheal- beziehungsweise der Ringknorpel erst secundär anschliessen (Wiedersheim).

Auch bei Salamandrinen findet sich ein verengender und erweiternder Muskel, ein Sphincter und ein Dilatator. Ersterer ist stark entwickelt, letzterer dagegen, welcher sich dorsalwärts von jenem, an den zwei bekannten Knorpeln ansetzt, ist nur schwach und läuft bei seiner Insertion in eine feine Sehne aus. Ueber seine Homologie mit dem gleichnamigen Muskel der Ichthyoden und Derotremen kann kein Zweifel existiren.

Ich habe absichtlich bis jetzt den Namen Kehlkopf und Stimmritze vermieden, denn von beiden konnte bis jetzt deswegen nicht die Rede sein, weil das ganze Luftrohr überall noch ein durchaus gleichmässiges Verhalten zeigte und Stimmbänder nirgends zur Entwicklung kamen.

Beides ändert sich nun plötzlich bei den **Anuren**, wo es schon zur Ausbildung eines hoch differenzirten Kehlkopfes, einer eigentlichen Stimmlade kommen kann. Ihr gegenüber tritt die kurze Trachea, welche kaum ordentlich zur Entfaltung kommt, stark in den Hintergrund.

In der Form der Kehlkopfknorpel zeigen sich bei den verschiedenen Arten der Anuren viele Unterschiede, doch lassen sie sich alle leicht von den bei Rana esculenta obwaltenden Verhältnissen aus beurtheilen, so dass es genügt, wenn ich letztere einer genauen

1) Zwischen der rechten und linken Hälfte existirt durchaus keine Symmetrie. Die Incisuren und Löcher, welche den Intervallen der Trachealknorpel von Siren, Amphiuma und Menopoma entsprechen, werden von Bindegewebe überbrückt und ausgefüllt. Die dorsale und ventrale Wand des Sackes ist fibrös.

Schilderung unterwerfe. Der Kehlkopf von Rana esculenta liegt zwischen die, von den hinteren Zungenbeinhörnern gebildete, nach hinten offene Gabel eingelassen, und ist darin ringsum durch fibröses Gewebe, das namentlich an der vorderen Circumferenz des Kehlkopfes eine ausserordentlich starke Entfaltung zeigt, fest fixirt (Fig. 486, *G G*¹).

Zugleich ist durch die später zu betrachtenden Musculi petro-hyoidei (Fig. 486, *Ph*⁴) eine Garantie für das constante Offenbleiben des Einganges in die Lungen gegeben, so dass wir namentlich den vierten M. petro-hyoideus als ein förmliches Sicherheitsventil für die ein- und ausströmende Luft betrachten dürfen.

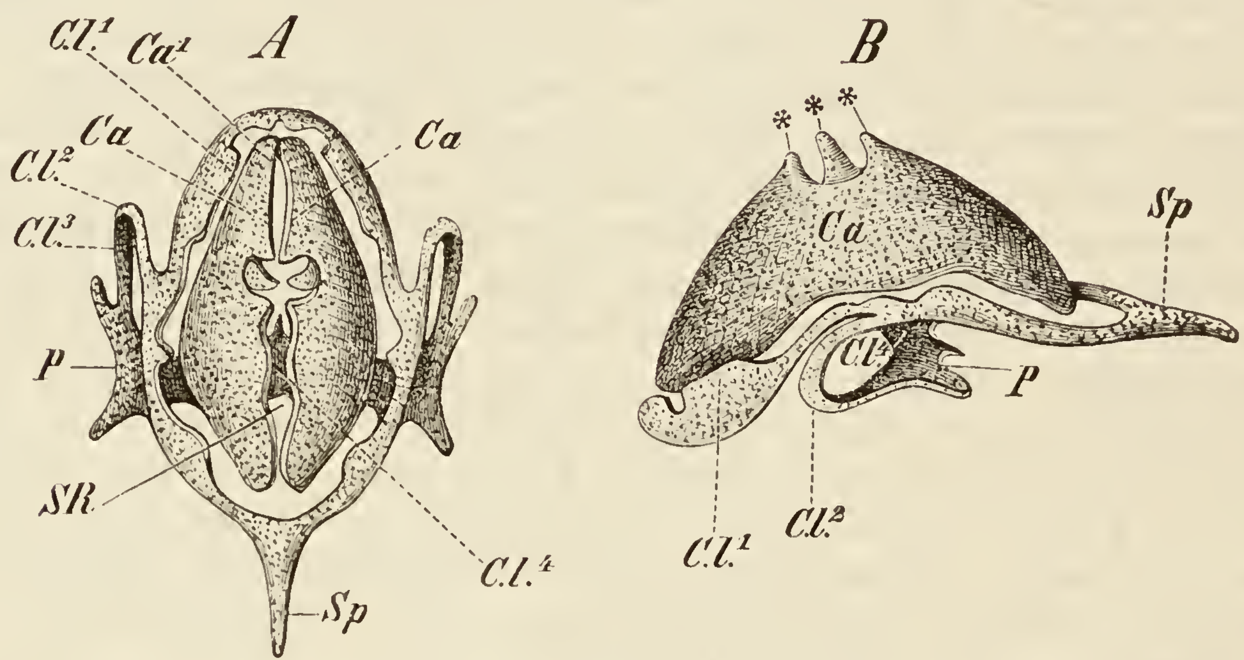


Fig. 485. Knorpeliges Kehlkopfgerüste von Rana esculenta.
A von oben, *B* von der Seite gesehen. *Ca Ca* Cartilago arytaenoidea, *C.l.*, *C.l.*¹—*C.l.*⁴ Cartilago cricoidea. *Sp* Spiessartiger Fortsatz der letzteren. *P* Plattenartige Ausbreitung des ventralen Theiles der Cartilago cricoidea. *SR* Stimmritze. * * * Drei zahnartige Protuberanzen an dem Ary-Knorpel.

Was das Skelet des Kehlkopfes anbelangt, so besteht es aus drei hyalin-knorpeligen Stücken, wovon zwei paarig angeordnet sind. Letztere liegen in Gestalt zweier breiter, dreieckiger, senkrecht oder doch nur mässig schiefstehender Lamellen, rechts und links vom Kehlkopfeingang. Sie sind lateralwärts ausgebaucht, so dass beide zusammen an eine geschlossene Malermuschel erinnern (Fig. 485, *Ca*), Vorne und hinten sind sie durch straffes Gewebe mit einander verbunden. Ihrer Gestaltung gemäss lassen sich an ihnen drei Ränder unterscheiden, wovon der eine, wellig gebogene, die nach abwärts schauende Basis jeder Lamelle repräsentirt. An ihrem verjüngten vorderen und hinteren Ende sind sie etwas nach einwärts gebogen, und diese Protuberanzen bilden die äussersten Anheftungspunkte der beiden Stimmbänder (Fig. 485, 486, *Ca*¹). Der zweite und dritte Rand der Lamelle schaut dorsalwärts und beide würden in der Mitte nach Art eines Dachgiebels zusammenstossen, wenn sich hier nicht drei zahnartige Prominenzen finden würden, eine kleinere vordere und hintere, sowie in dem halbkreisförmigen Ausschnitt zwischen diesen eine mehr lateralwärts sitzende grössere (Fig. 485, **).

Auf der ganzen Länge der concaven Seite jeder Knorpellamelle spannt sich, etwa in der Mitte ihrer Höhe, das breite Stimmband aus. In dorsaler Richtung gewölbt, erzeugt es, von der Ventralseite be-

trachtet, eine Kuppel, die zuweilen durch eine von der Seite einspringende Querfalte in zwei Abtheilungen, eine vordere und hintere zerfallen kann (Fig. 486, *Sp*). Bei gewissen exotischen Anuren ist letzteres constant der Fall und es sind dann die beiden Abtheilungen ausserordentlich tief.

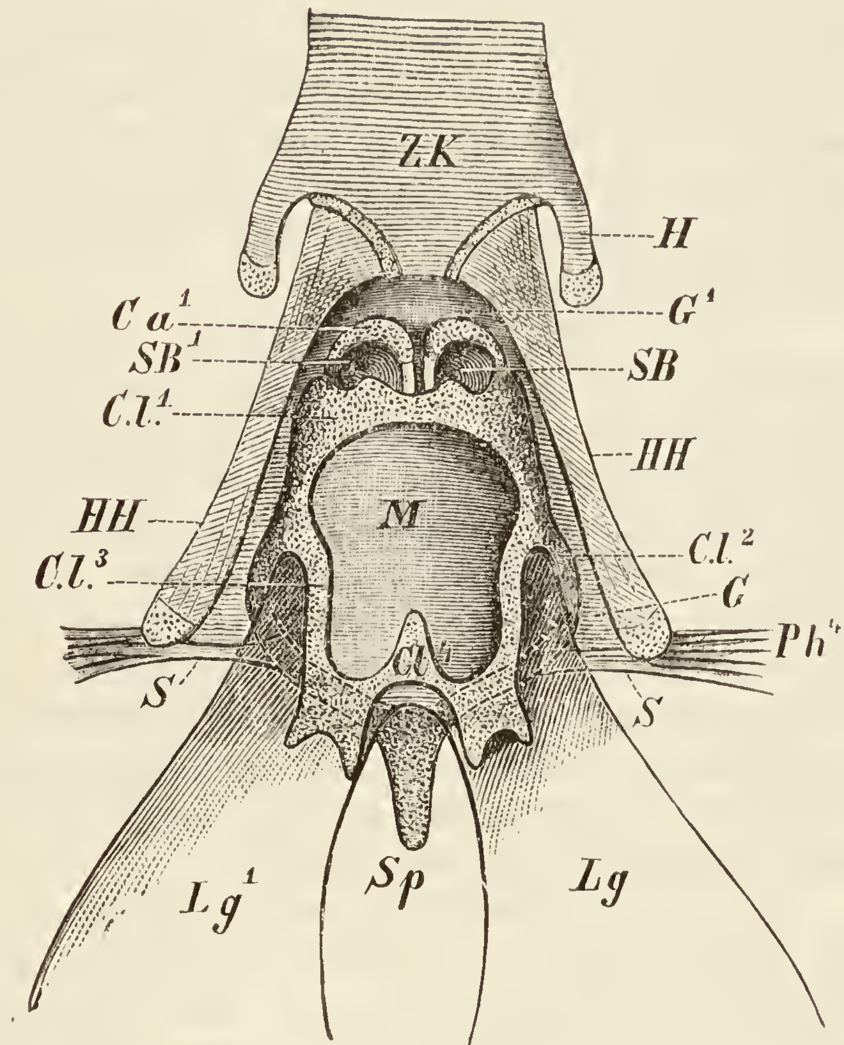


Fig. 486. Ventrale Ansicht des Kehlkopfes sammt einem Theile des Zungenbein-Apparates und der Lungen von Rana esculenta.

ZK Zungenbeinkörper, *HH* grosse und *H* kleine Hyoidhörner, *G* G^1 Bindegewebe, welches das Kehlkopfgerüste in der Gabel der Zungenbeinhörner befestigt. Ph^4 Vierter M. petrohyoideus, *S* Sehnen desselben, *M* Fibröse Membran, Ca^1 Vorderende der Cartilago arytaenoidea, *SB* SB^1 Schleimhautbucht an der Unterseite der Stimmbänder, *C.l.* $C.l.^1$ bis $C.l.^4$ Cartilago arytaenoidea (siehe den Text), *Sp* Fortsatz der letzteren, *Lg* Lg^1 Lungen.

Der zweite Kehlkopfknorpel ist unpaar und repräsentirt seinem Grundplane nach einen rundlich-ovalen Ring, mit welchem der oben beschriebene Knorpel durch kurzes, straffes Gewebe verbunden ist.

An seiner hinteren Circumferenz (Fig. 486, *Sp*) trägt er einen starken, spiessartigen Fortsatz, welcher der ventralen Schlundwand innig anliegt. Die Seitenpartieen des Knorpelringes (Fig. 485, **B** und 486, *C.l.* — $C.l.^4$) zeigen an verschiedenen Stellen individuell stark variirende Anschwellungen und zwar begegnen wir den stärksten in Form von senkrecht sich erhebenden, plattenartigen Anschwellungen, welche wie zwei Bügel die vorhin betrachteten Knorpel zwischen sich fassen (Fig. 485, 486, $C.l.^1$). Der vordere Rand des Knorpelringes ist eingekerbt.

Vor der Mitte seiner seitlichen Circumferenz schickt der Knorpelring jederseits einen schlanken, elegant bogig geschwungenen Fortsatz in die Tiefe (Fig. 485, 486, $C.l.^2$). Anfangs nach vorne gekrümmt, wendet er sich bald darauf, weit auswachsend, nach rückwärts und verbreitert sich zu einer Platte (*P*), welche zwei Fortsätze erzeugt und die durch eine schlanke, nach vorne schnabelartig ausspringende Knorpelcommissur mit der Gegenplatte der anderen Seite zusammenhängt ($C.l.^4$). Dieses basalwärts liegende Spangensystem liegt in einem Niveau mit dem vor dem Seitenast liegenden Theile des Knorpelringes. Indem es also basalwärts von der hinteren Hälfte des Knorpelringes liegt, existirt zwischen beiden ein Hohlraum, der nach rückwärts in die beiden Lungen hineinführt. Mit andern Worten, jede Lungenwurzel

wird von einer Knorpelspange umgriffen (Fig. 485, 486, *C.l.*^{2}, *C.l.*^{3}, *P*) und so expandirt erhalten.

Die Lichtung des Ringknorpels wird basalwärts von einer fibrösen Membran (Fig. 486, *M*) ausgefüllt und diese bildet den ventralwärts mässig ausgebauchten, eigentlichen Boden der Stimmlade. Von oben her in letztere hineinschauend sieht man von hinten her in der Mittellinie eine starke Schleimhautfalte vorspringen, wodurch die hintere Hälfte der Stimmlade in zwei Buchten getheilt wird. Sie bildet jederseits die mediale Begrenzung des Einganges in die Lungen und erinnert durch diese ihre Lage an die sogenannte Carina der menschlichen Trachea. Eine eigentliche Luftröhre im Sinne der höheren Wirbelthiere kommt dem Wasserfrosch nicht zu.

Was endlich die Deutung der oben beschriebenen Kehlkopfknorpel anbelangt, so sind die beiden muschelartigen Knorpellamellen als die Homologa der uns von den Urodelen her schon bekannten, am Luftröhreneingang liegenden Knorpel zu betrachten. Sie sind mit den Aryknorpeln, der zweite Knorpel aber mit dem Ringknorpel der höheren Vertebraten zu vergleichen. Sehr wahrscheinlich aber ist in letzterem auch noch der Anfangstheil einer Luftröhre mit enthalten und wir haben uns das ganze complicirte Spangensystem als aus einem Zusammenfluss der obersten Trachealknorpel der Urodelen hervorgegangen zu denken. Die in morphologischem Sinne ganz fehlende (?) Cartilago thyreoidea sehen wir physiologisch durch die hinteren Zungenbeinhörner ersetzt.

Von der Mundhöhle her präparirend trifft man jederseits zuerst auf einen breiten, vom Hinterende des hinteren Zungenbeinhornes entspringenden Muskel, der quer zur Längsachse des Kehlkopfes angeordnet ist und sich nahe dem oberen Rande des Aryknorpels unter fächerartiger Ausstrahlung inserirt (Fig. 487, *D.l.*). Seine Wirkung als Dilatator liegt auf der Hand.

Mit einer zweiten, kleineren Portion inserirt er sich seitlich am Ringknorpel und an eben dieser Stelle verbindet er sich aufs Engste mit den Fasern des tiefliegenden Constrictors (*Co.l*^{1}).

Nach Entfernung des ganzen Dilatators (vergl. die linke Seite der Fig. 487) übersieht man die in tieferem Niveau gelegenen Verengerer des Kehlkopfes, deren jederseits drei vorhanden sind. Zwei davon (*Co.l.* und *Co.l*^{1}) wirken in directer, der dritte (*C.a.l.*) in indirecter Weise.

Um mit letzterem zu beginnen, so entspringt derselbe jederseits von der hinteren Hälfte der dorsalen Fläche des hinteren Zungenbeinhornes, verlässt dieses und biegt dann nach vorne und medianwärts ab, um mit seinem Gegenstück zusammenzufliessen. Dies geschieht unter Bildung einer sehnigen Raphe genau in der Mittellinie in jenem Winkel, wo sich die beiden verbreiterten Basen der Zungenbeinhörner mit der Zungenbeinplatte verbinden (Fig. 487, *I.t.*).

Dort verwachsen sie mit einer äusserst derben Membran, welche jenen Winkel ausfüllt und die Rima laryngis von vorne her capuzenartig überlagert (Fig. 486 u. 487, *G*^{1}).

Der eben beschriebene Muskel wirkt als Adductor der hinteren Zungenbeinhörner, und indem diese den ganzen Kehlkopf in die Klemme nehmen, wird eine Verengerung der Rima glottidis auf indirecte Weise zu Stande gebracht.

Die beiden anderen Constrictoren lassen sich, obgleich in sehr enger gegenseitiger Berührung stehend, in einen hohen, mehr medianwärts

und einen tiefen, mehr lateralwärts liegenden scheiden. Ersterer (Fig. 487, *C.o.l.*) entspringt am medialen Rande des Vorderendes des Zungenbeinhornes, läuft entlang der ganzen Aussenfläche des Aryknorpels, nahe seinem oberen Rande, nach rückwärts und strahlt am hinteren Ende desselben, medianwärts mit dem der andern Seite etwas convergirend, in eine fibröse Platte aus.

Mittelst dieser Platte, welche die Rima laryngis nach hinten zum Abschluss bringt, hängt sich der Muskel an einer starken, fadenartigen Sehne (Fig. 487, S^2) auf, welche in rein transverseller Richtung an der hinteren Circumferenz der Rima laryngis herüberzieht und die als fibröse, in der Mittellinie mit der andern Seite continuirlich sich verbindende Ausstrahlung des vierten Musculus petrohyoideus aufzufassen ist.

Letztgenannter Muskel (Fig. 487, Ph^4) inserirt sich nämlich mit dem grössten Theil seiner Fasern an der hinteren, knorpeligen Apophyse des Zungenbeinhornes *HH*, mit einem kleineren Theil aber strahlt er in zwei Sehnen aus, wovon die eine eben geschildert wurde (Fig. 487, S, S^2), während sich die andere seitlich an der hinteren Partie des Ringknorpels inserirt (S^1).

So hängt also der vierte Petro-hyoideus und der hohe Constrictor durch eine intermediäre Sehne direct zusammen und beide lassen sich gewissermaassen als die zwei Bäuche eines Biventers auffassen. Aus dem Mitgetheilten geht nun auch die oben schon kurz angedeutete Wirkung des vierten Petro-hyoideus als eines Spanners und Fixators des Ringknorpels klar genug hervor.

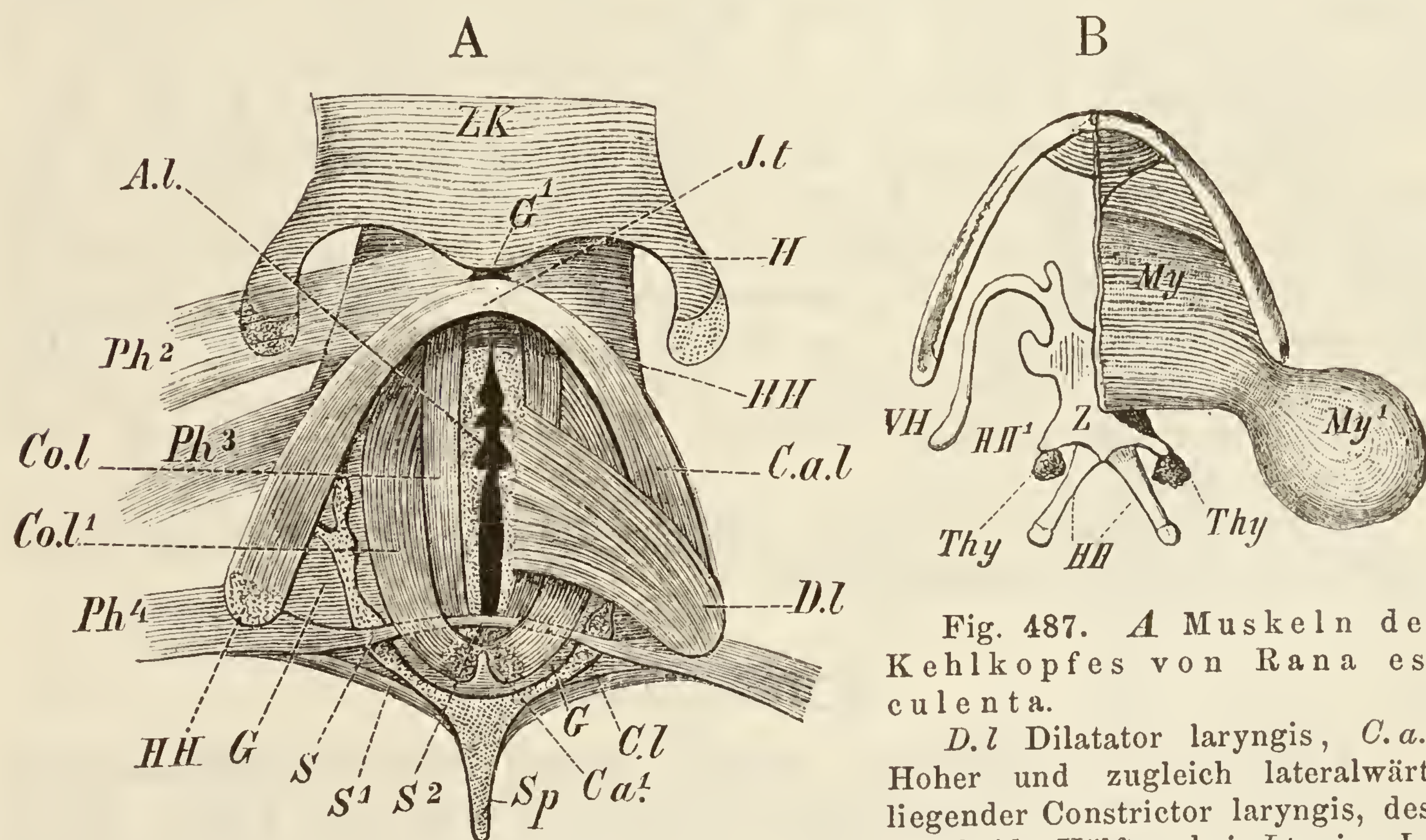


Fig. 487. *A* Muskeln des Kehlkopfes von Rana esculenta.

D.l Dilatator laryngis, *C.a.l* Hoher und zugleich lateralwärts liegender Constrictor laryngis, dessen beide Hälften bei *J.t* eine Inscriptio tendinea bilden. *C.o.l* Hoher, medianwärts vom letzteren liegender Constrictor, $C.o.l^1$ Tiefer Constrictor laryngis, Ph^2 — Ph^4 zweiter bis vierter Petrohyoideus; der vierte erzeugt die sehnigen Ausstrahlungen SS^1 S^2, *HH* grosse Zungenbeinhörner, welche durch fibröses Gewebe (GG^1) mit dem Ringknorpel *C.l* verbunden sind, *Sp* Fortsatz des Ringknorpels und der Schallblase, *A.l.* Aditus laryngis zwischen den Aryknorpeln, Ca^1 Hinterenden der letzteren, von welchen der hohe Constrictor *Co.l* entspringt, *H* kleine Zungenbeinhörner, *ZK* Zungenbeinkörper.

Fig. 487. *B* Lage der Glandula thyreoidea und der Schallblase bei Rana esculenta. *My* Musc. mylohyoideus, der durch die Schallblase bei My^1 ausgestülpt wird. *Z* Zungenbeinkörper, *VH* Vordere und *HH* hintere Zungenbeinhörner, *Thy* Gl. thyreoidea.

Die Faserrichtung des tieferen Constrictors (Fig. 487, *Co.l*[1]) läuft anfangs mit derjenigen des oben beschriebenen Muskels parallel, gewinnt aber bald einen mehr medianwärts ziehenden Verlauf. Dieser Muskel entspringt rechts und links neben der Mittellinie je von dem hintersten höckerartig prominirenden Ende der Cartilago arytaenoidea (Fig. 487, *Ca*[1]). Dabei liegt er hinter und tief unterhalb der Sehne des vierten Petro-hyoideus. Im Laufe nach vorwärts füllen seine Fasermassen den Winkel zwischen dem hinteren Zungenbeinhorn und dem hochliegenden Constrictor zum grössten Theil aus. Sie senken sich dabei, entsprechend der schiefen Längsachse der Giessbeckenknorpel, nach vorne zu immer mehr in die Tiefe, so dass man ihren Ansatzpunkt am vordersten Ende der Aryknorpel erst gewahr wird, wenn man die beiden, zuerst beschriebenen Constrictoren entfernt.

In histologischer Beziehung besteht die Auskleidung des Larynx aus einer direkten Fortsetzung der Mucosa oris et pharyngis. Ueberall — auch auf den Stimmbändern — ist er von hohem Flimmerepithel und zahlreichen Becherzellen ausgekleidet.

Die Grundsubstanz der Stimmbänder bildet ein äusserst dichtfaseriges, von zahllosen, spindelförmigen Zellen, die an beiden Polen zu Fibrillen auswachsen, durchsetztes Bindegewebe.

Die da und dort bei den Anuren vorkommenden Schrei- oder Schallblasen sind Ausstülpungen der Mucosa am Boden der Mundhöhle. Sie kommen nur männlichen Thieren zu und sind bald paarig (Rana esculenta), bald unpaar (Hyla).

Ihre Wand besteht aus einem bindegewebigen, von reichlichen elastischen Fasern durchzogenen Stroma, innen von einem Plattenepithel, aussen von einer quergestreiften Muskelschicht überzogen. Letztere ist eine directe Fortsetzung des die ganze Blase schleuder- oder beutelartig umhüllenden Musculus mylo-hyoideus (Fig. 487, **B**, *My*, *My*[1]).

Wenn das Thier schreit, so werden die Schallblasen aufgebläht und fungiren als Resonatoren; dabei treten sie bei Rana esculenta jederseits hinter und etwas unterhalb des Angulus oris und des Trommelfelles sackartig hervor. Die äussere Haut, die, während die Blasen in der Ruhelage sich befinden, an der betreffenden Stelle eine von hohen Falten begrenzte Nische erzeugt, wird mit ausgestülpt, denn sie ist hier verdünnt und ungemein dehnbar. Zur Verwachsung mit dem Sacke kommt es nicht.

Jede Schallblase liegt ganz getrennt für sich und communicirt nirgends mit der der anderen Seite.

b) REPTILIEN.

Hier folgt der Kehlkopf, welcher überall deutlich differenzirt ist, in seinem Aufbau im Wesentlichen einem und demselben Typus, und so sehr er sich, namentlich bezüglich der Configuration seines Ringknorpels, von den Anuren entfernt, ebenso sehr nähert er sich dem bei Säugethieren allgemein durchgeführten Grundplan.

Stets sind die Ary-Knorpel (Fig. 488, *Ar* und Fig. 490, *ar*) gut entwickelt und articuliren auf der, meist aus einem continuirlichen, ventralwärts hier und da nach vorne spitz auswachsenden Ring gebildeten Cartilago cricoidea (Fig. 488, *Cc*, Fig. 490, *cr*) in deren Aufbau mehrere der obersten, mit einander verschmelzenden, Trachealknorpel eingehen. Jene Articulationsstelle kann, wie z. B. bei Ascalaboten, auf mehr oder

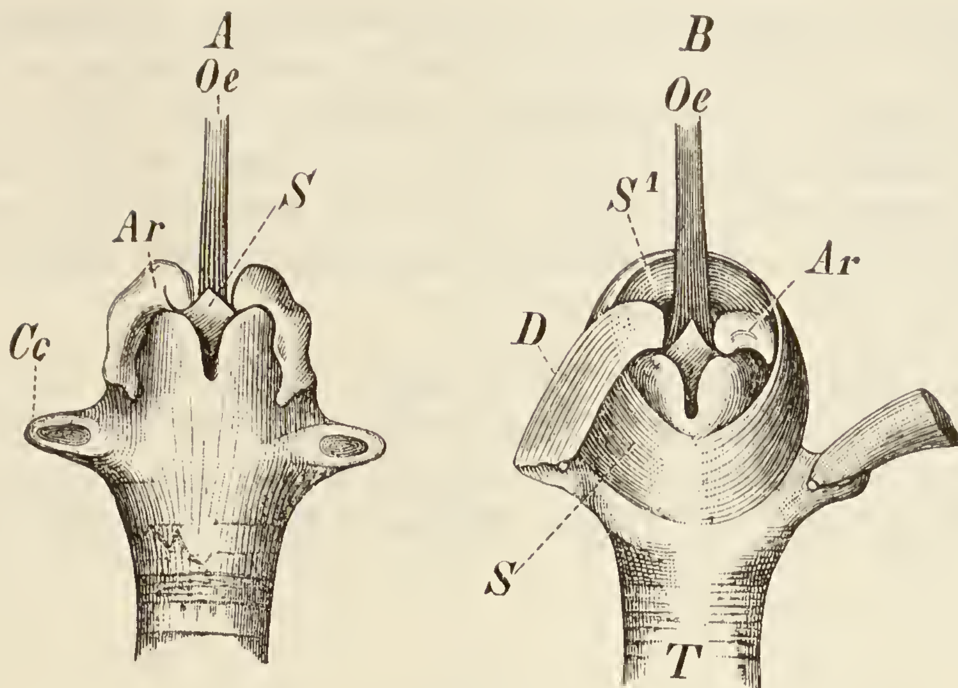


Fig. 488. Kehlkopf von Phyllodactylus europaeus.

A Kehlkopfgerüste. *B* Muskulatur des Kehlkopfes. *Ar* Cartil. arytaenoidea, *Cc* Cartil. cricoidea, SS^1 Sphincter, *D* Dilatator, *T* Trachea, *Oe* Os entoglossum.

weniger starken, hier und da von Kalksalzen imprägnirten Prominenzen (Fig. 488, *Cc*) geschehen, welche sich durch Muskelzug seitlich am Ringknorpel hervorbilden und in welche sich die Kehlkopfhöhle mit ihrer Schleimhaut taschenartig einsacken kann (Wiedersheim).

Aussen entspringt der zur Spitze der Aryknorpel sich begebende Dilatator laryngis (Fig. 488, *D* und Fig. 490, *di*). Rechts und links neben der dorsalen Mittellinie der Cartilago cricoidea entspringt der breite Constrictor s. Sphincter laryngis (Fig. 884. *S*, S^1 und Fig. 490, *co*). Er schiebt sich, die Stimmlade von beiden Seiten her umwickelnd, unter dem vorigen Muskel hindurch und inserirt sich entweder nur am ventralen Umfang des Ringknorpels (Lacerta) oder, wie z. B. bei Ascalaboten, am Os entoglossum (Fig. 488, *Oe*).

Der Kehlkopf der Ophidier, welcher weit vorne am Boden der Mundhöhle, am vorderen, freien Rand der dorsalen Circumferenz der Zungenscheide liegt, und der einen sehr starken Constrictor und Dilatator besitzt, weicht von dem eben geschilderten Verhalten des Saurier-Kehlkopfes principiell nicht ab und auch bei Cheloniern lässt er sich, wenn auch im Einzelnen nicht unbedeutende Abweichungen vorkommen, auf dasselbe Grundschema zurückführen. Um

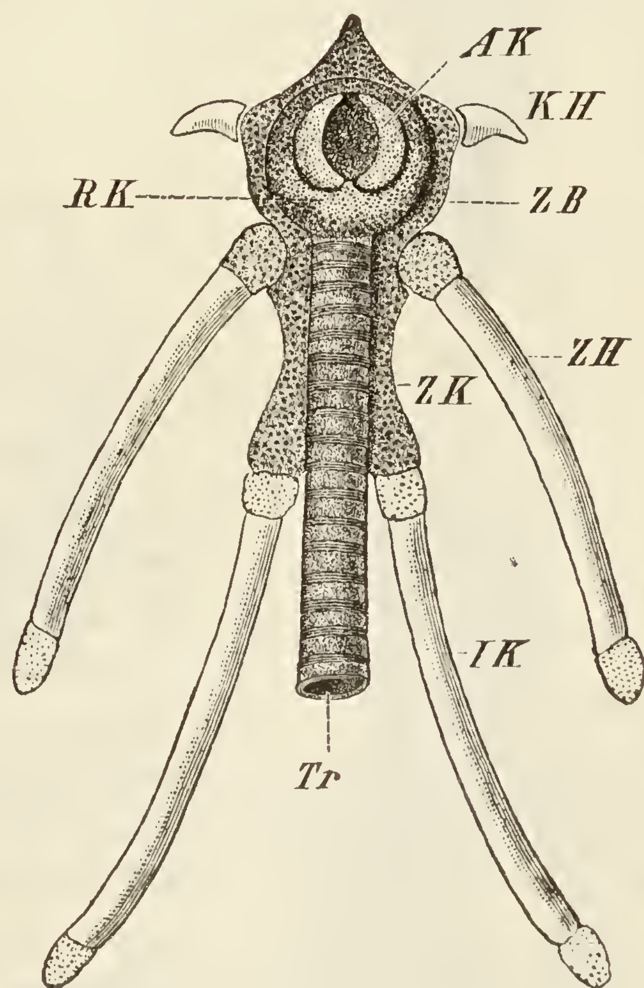


Fig. 489. Kehlkopf und Zungenbein — Kiemenbogenapparat von Emys europaea.

ZK Zungenbeinkörper (Copula), der sich bei *ZB* verbreitert und den Ringknorpel *RK* sowie die Aryknorpel *AK* trägt, *KH* kleine Zungenbeinhörner, *ZH* grosse Zungenbeinhörner (Hyoide), *IK* erster Kiemenbogen, *Tr* Trachea.

nur einer Form zu gedenken, so liegt das ganze Kehlkopfgerüste sowie das Vorderende der Trachea bei Emys europaea in einer Längsrinne, dorsalwärts von der Zungenbeinplatte (Fig. 489).

Im Wesentlichen besteht dasselbe aus einer ventralwärts tief ausgebauchten Knorpelschale (*RK*), die sich dorsalwärts weit öffnet und auf deren nach vorne umgestülpter Hinterwand die kleinen halbmondförmigen Aryknorpel (*AK*) articuliren.

Eine sehr eigenthümliche Einrichtung macht sich am Kehlkopf des Chamaeleons bemerklich. Hier stülpt sich die Schleimhaut ventralwärts zu einem Beutel aus, dessen äussere Wand von fibrösem Gewebe gebildet wird (Fig. 490, *S*). Dieser Kehlsack hängt am Uebergang des La-

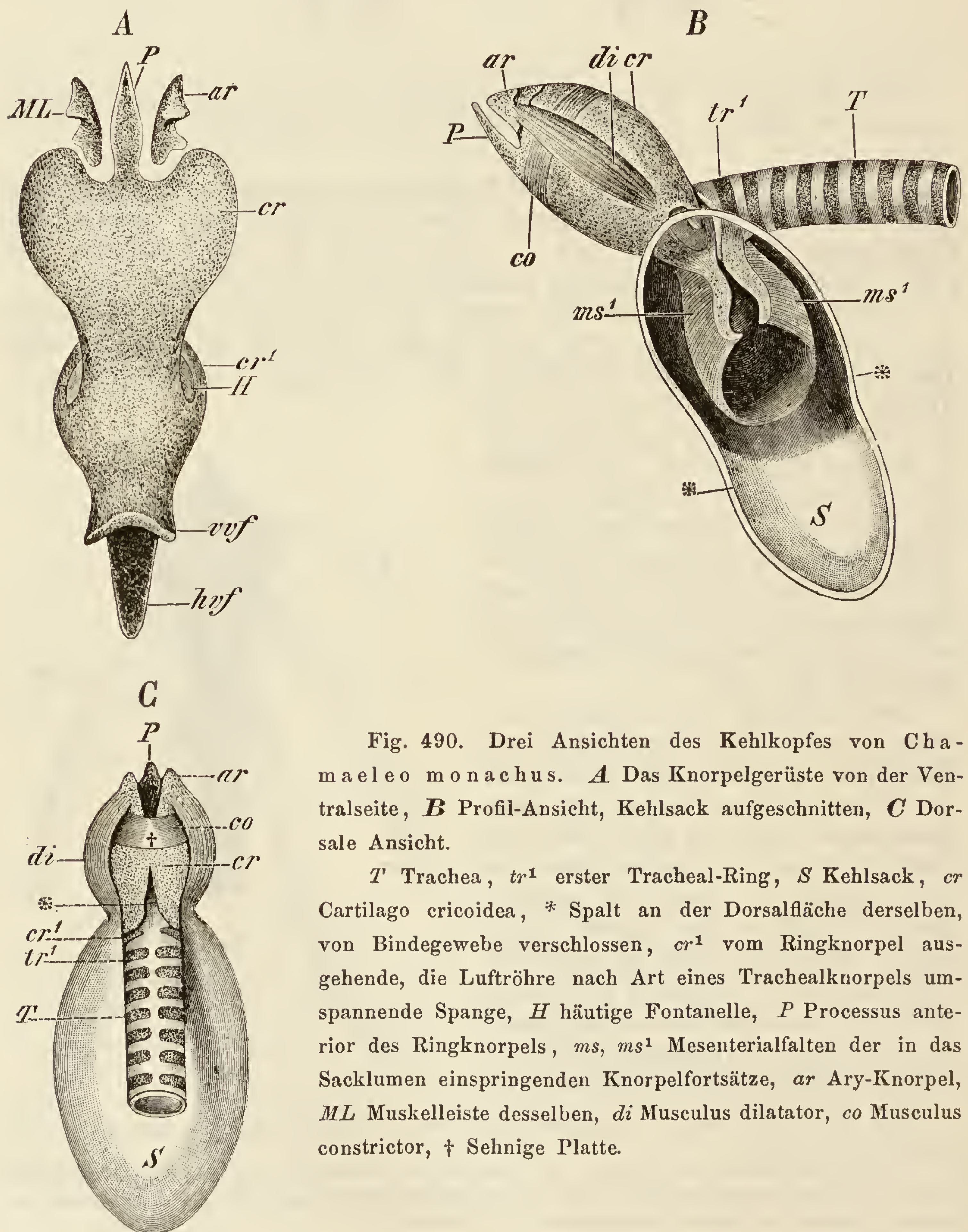


Fig. 490. Drei Ansichten des Kehlkopfes von Chamaeleo monachus. ***A*** Das Knorpelgerüste von der Ventralseite, ***B*** Profil-Ansicht, Kehlsack aufgeschnitten, ***C*** Dorsale Ansicht.

T Trachea, *tr*¹ erster Tracheal-Ring, *S* Kehlsack, *cr* Cartilago cricoidea, * Spalt an der Dorsalfläche derselben, von Bindegewebe verschlossen, *cr*¹ vom Ringknorpel ausgehende, die Luftröhre nach Art eines Trachealknorpels umspannende Spange, *H* häutige Fontanelle, *P* Processus anterior des Ringknorpels, *ms*, *ms*¹ Mesenterialfalten der in das Sacklumen einspringenden Knorpelfortsätze, *ar* Ary-Knorpel, *ML* Muskelleiste desselben, *di* Musculus dilatator, *co* Musculus constrictor, † Sehnige Platte.

rynx in die Trachea, welcher unter einer Knickung, d. h. unter Bildung eines nach oben offenen Winkels erfolgt (Fig. 490, **B**).

An dem dadurch ventralwärts entstehenden Bug liegt eine halbmondförmige, von einem complicirten Knorpelapparat umrahmte Oeffnung (Figur 490, **B**), durch welche der Kehlsack mit dem Kehlkopflumen communicirt. Bezüglich der Beschaffenheit jenes Knorpelapparates sei Folgendes bemerkt. Es handelt sich im Wesentlichen um zwei ventralwärts sich erstreckende, vom Ringknorpel resp. vom Beginn der Trachea ausgehende schlanke Knorpelzungen (Fig. 490, **B**), welche von Schleimhaut überzogen und durch eine Art von Mesenterium (Fig. 490, **B**, *ms*, ms^1), an der gegenüberliegenden Sackwand befestigt sind. Wird der Sack mit Luft gefüllt [1]), so werden die beiden Knorpelzungen in rein passiver Weise nach hinten und vorne gezogen, wodurch sich der Verbindungsgang mit dem Kehlkopf erweitert. Beim Entweichen der Luft, das durch Action der umgebenden Hals-Musculatur mit grosser Vehemenz und unter lautem Zischen und Knurren geschieht, legen sie sich wieder durch ihre eigene, federnde Kraft aneinander und bringen so einen Abschluss des Sack-Lumens zu Stande.

Die Stimmlade selbst besteht aus einer rundlich-ovalen, rings geschlossenen Knorpelblase (Fig. 490, *cr*), die in der ventralen Mittellinie eine nach vorne schauende, zapfenartige Verlängerung besitzt (Fig. 490, *P*) und einer Cartilago cricoidea entspricht. Auf ihrem oberen, hinteren Rand artikuliren die aus je zwei Stücken bestehenden kleinen Aryknorpel (Fig. 490, *ar*). Der Muskelapparat (*co*, *di*), dessen Anordnung aus der Abbildung deutlich hervorgeht, weicht von dem der übrigen Reptilien nicht ab.

Der Kehlkopf der Crocodilier ist ähnlich wie der der Chelonier in eine Aushöhlung der Zungenbeinplatte, welche seitlich ein Paar hinterer Hörner (Fig. 491, **A**, *ZH*) trägt, eingelassen.

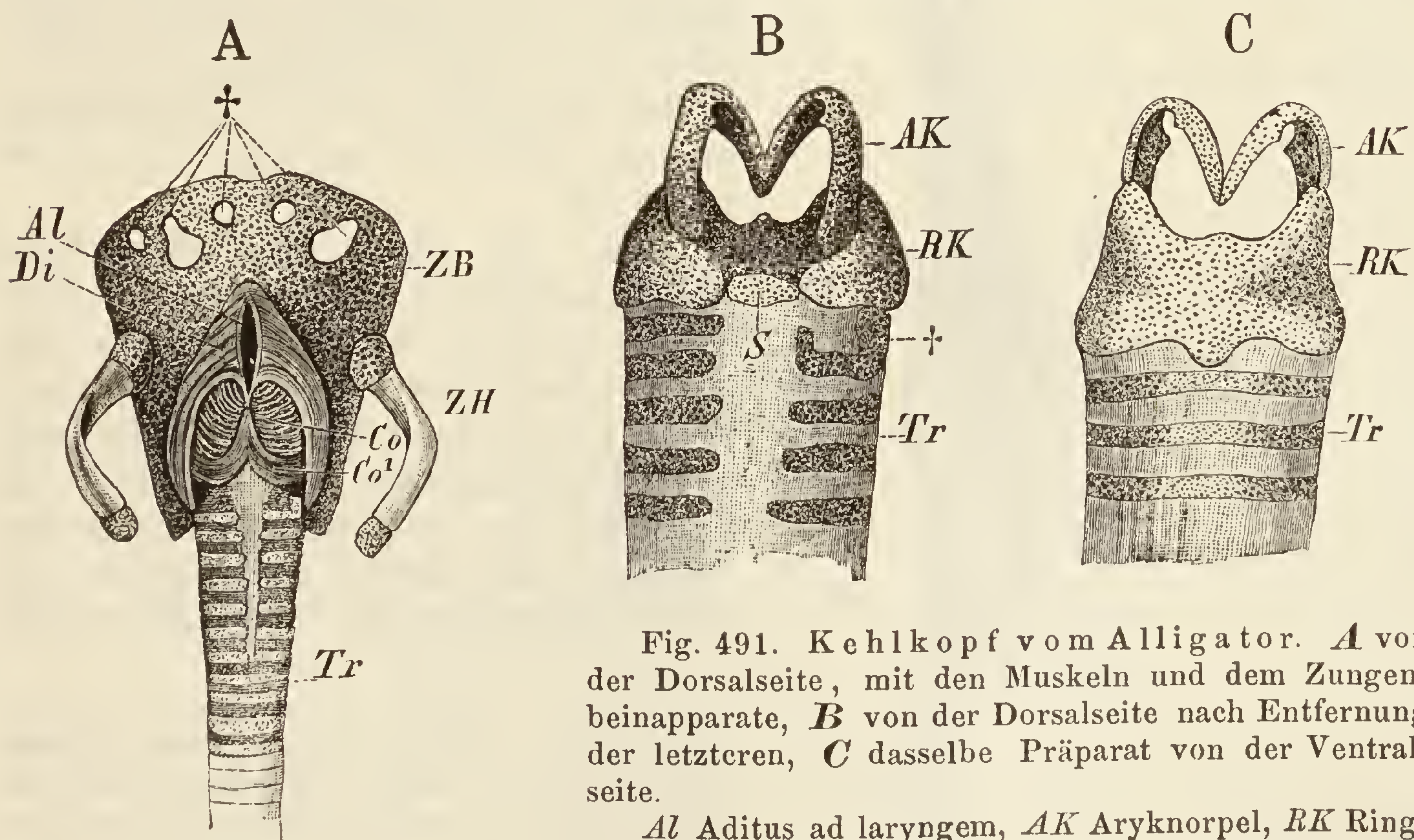


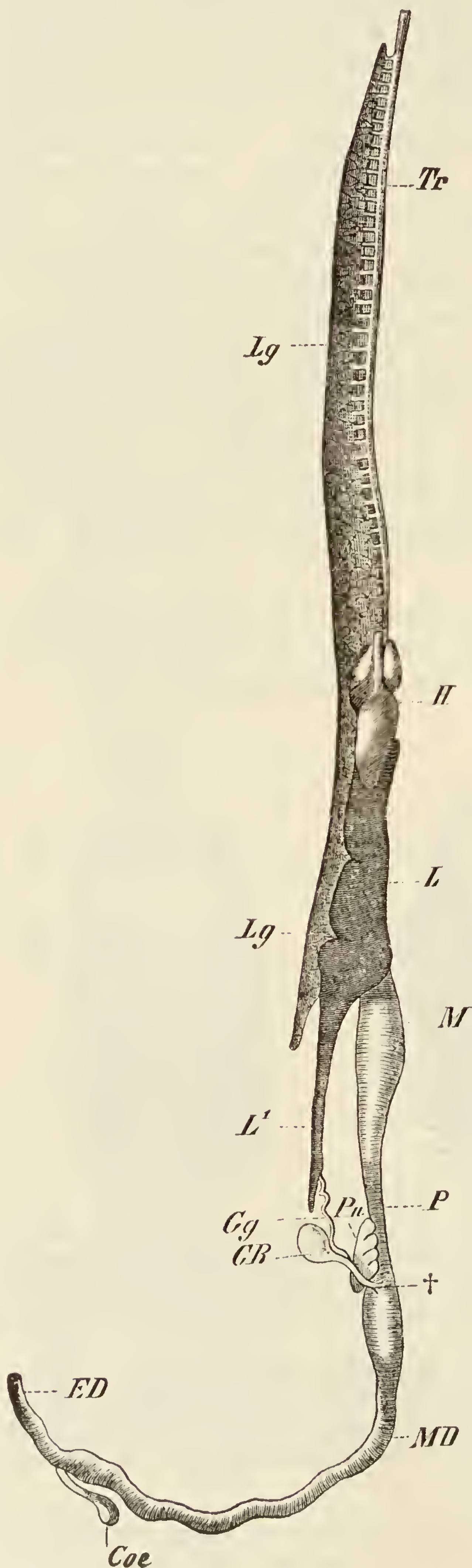
Fig. 491. Kehlkopf vom Alligator. *A* von der Dorsalseite, mit den Muskeln und dem Zungenbeinapparate, *B* von der Dorsalseite nach Entfernung der letzteren, *C* dasselbe Präparat von der Ventralseite.

Al Aditus ad laryngem, *AK* Aryknorpel, *RK* Ringknorpel, der dorsalwärts durch das Schaltstück *S* geschlossen wird, *Tr* Trachea, deren erster Ring bei † eine abweichende Form besitzt, *Di* M. dilatator, *Co*, Co^1 die zwei Portionen des M. constrictor, *ZB* Zungenbeinplatte, bei † durchbrochen, *ZH* Zungenbeinhörner.

1) Der Kehlsack mag auch als Luftreservoir dienen, wenn der Aditus ad laryngem durch den bekannten Zungenmechanismus temporär verschlossen wird (Wiedersheim).

Bei Alligator (Fig. 491, **A**—**C**) repräsentirt letztere eine ventralwärts nur mässig ausgebauchte viereckige Knorpelplatte (*ZB*), die sich gegen ihren vorderen, abgerundeten Rand zu ziemlich stark verbreitert und hier von meist symmetrisch gelagerten, von Bindegewebe ausgefüllten Lücken durchbrochen ist (Fig. 491, **A**, †).

Auf der dorsalen, concaven Fläche dieser, wie eine Cartilago thyreoidea der Säuger fungirende Platte ruht der Ringknorpel *RK*, welcher sich ventralwärts zu einer hohen, von welligen Rändern begrenzten Platte erhebt, während er gegen die dorsale Mittellinie zu in zwei schmale Hörner ausläuft, welche nicht mit einander zusammenschliessen, sondern nur durch ein querovales, kleines Schaltstück (Fig. 491, **B**, *S*) mit einander verbunden werden.



Die aus zwei schlanken Knorpelbändern bestehenden Aryknorpel articuliren dorsalwärts auf dem Rand des Ringknorpels und krümmen sich unter allmäliger Verschmälerung arcadenartig nach der ventralen Kehlkopfwand hinüber, bis sie endlich mit ihren Spitzen zusammenstossen (Fig. 491, *AK*).

Der von der Dorsalfläche der Zungenbeinplatte entspringende Dilatator strahlt breit, fächerförmig an die Aryknorpel aus (*Di*) und ist, wie überall, von einfacher Form, der Constrictor aber hat sich in zwei Portionen gespalten, deren Faserrichtung aus der Fig. 491 bei *Co*, Co^1 zu ersehen ist.

Was die stets eine ansehnliche Länge besitzende Trachea der Reptilien betrifft, so entbehrt sie nirgends knorpeliger Einlagerungen, nicht überall aber kommt es zu vollständigen Ringbildungen. So können die Trachealringe am vorderen Ende der Trachea offen bleiben und werden nur durch Bindegewebe verbunden (Fig.

Fig. 492. Situs viscerum von Amphisbaena fuliginosa. *M* Magen, *P* Stelle des Pylorus, *MD* und *ED* Mitteldarm und Enddarm, des Platzmangels wegen absichtlich von der Längsaxe nach links umgebogen, *Coe* Coecum, *L* Leber, die sich nach hinten bei L^1 in einen schmalen Fortsatz verlängert, aus welchem der Gallengang *Gg* hervortritt, *GB* Gallenblase, † Einmündung des Ductus choledochus in den Darm, *Pn* Pankreas, *H* Herz, *Tr* Trachea, *Lg* *Lß* Lunge.

490, 491, *Tr*). Häufig fliessen benachbarte Knorpelringe brückenartig eine Strecke weit zusammen. Zwei von Knorpeln gestützte Bronchien sind allgemein vorhanden.

Die relativ längste, und zugleich engste Trachea unter allen Reptilien besitzen die Amphisbaenen (Fig. 492). Hier liegt sie der ganzen medialen Circumferenz der Lunge innig an, ist bis in die Gegend ihres Hinterendes von zarten Knorpelringen umgeben und an vielen, hintereinander liegenden Stellen ihrer lateralen Wand gegen die Lunge hinein durchbohrt (Wiedersheim). Bei Sphargis unter den Schildkröten ist die Trachea durch ein mit Knorpelstreifen versehenes Septum theilweise in zwei Seitenhälften getheilt. Bei Cinixys ist sie, sowie die Bronchien, durch Krümmungen ausgezeichnet.

c) VÖGEL.

Hier sind zwei Kehlköpfe zu unterscheiden, ein oberer und ein unterer. Ersterer liegt an der gewöhnlichen Stelle hinter der Zunge am Boden der Rachenhöhle, und ist selbstverständlich demjenigen der übrigen Vertebraten homolog, aber keiner Lauterzeugung fähig.

Der untere Kehlkopf dagegen, welcher gewöhnlich an der Uebergangsstelle der Trachea in die Bronchien, seltener am hinteren Ende der Trachea oder schon im Bereich der Bronchien gelegen ist und der als Stimmorgan fungirt, ist als eine in der Reihe der Vögel neu gemachte Erwerbung aufzufassen, welche ganz isolirt steht.

Der obere Kehlkopf der Vögel (Fig. 493) besteht aus einer, den ersten Trachealringen aufsitzenden, mehr oder weniger stark verknöcherten oder verkalkten Schale, welche sich an ihrer ventralen Fläche nach vorne zu verflacht und schippenartig verjüngt (*RK*). Sie entspricht der Cartilago cricoidea der Reptilien und ist aus mehreren Trachealringen hervorgegangen.

An ihrem hinteren Ende wölben sich ihre Ränder stark dorsal-

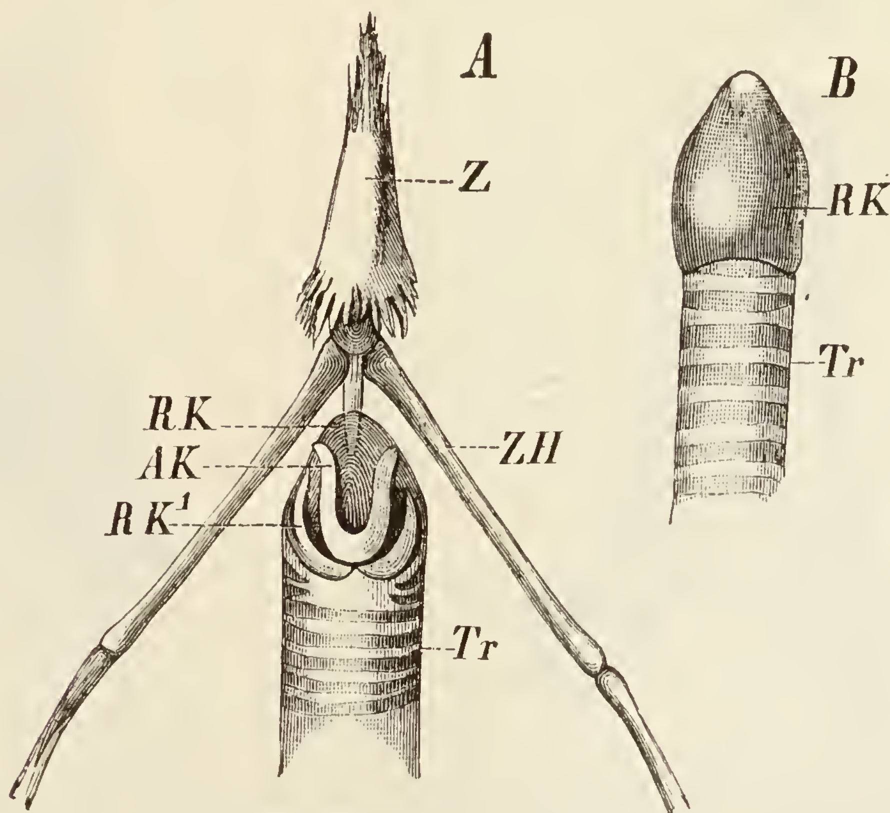


Fig. 493. Oberer Kehlkopf des kleinen Würgers. *A* dorsale, *B* ventrale Ansicht.
Z Zunge, *ZH* Zungenbeinhörner, *RK*, *RK*[1] Ringknorpel, *Tr* Trachea.

wärts empor und erzeugen eine vom ventralen Theil abgeschnürte Knochenzwinge (Fig. 493, *RK*[1]), welche aber in der dorsalen Mittellinie nicht vollständig zusammenschliesst, sondern nur durch Bindegewebe vereinigt wird. Häufig, aber nicht immer, trifft man nach vorne von dieser Stelle, oder auch noch zwischen die beiden Cricoidspangen hineinragend, ein kleines Knöchelchen, das als Homologon des an derselben Stelle bei Crocodiliern (Fig. 491, **B**, *S*) vorkommenden Gebildes zu betrachten ist und mit welchem die Hinterenden der Aryknorpel verbunden sind. (Vgl. auch Fig. 499 **C**, *S*).

Ferner sind letztere, welche in der Regel eine schlanke, schwert- oder säbelförmige Configuration besitzen, mit den beiden hinteren Spangen des Cricoidknorpels verlöthet. Nach hinten zu, in der dorsalen Mittellinie, hängen sie entweder nur durch Bindegewebe zusammen oder sind sie synostotisch zusammengeflossen, wie dies z. B. beim kleinen Würger der Fall ist.

Der ganze obere Kehlkopf macht einen sehr rudimentären Eindruck und dies gilt auch für seine Muskulatur.

Was den unteren Kehlkopf der Vögel betrifft, so will ich hier nur die weitaus häufigste Form desselben, an deren Herstellung die Trachea sowohl wie die Bronchien participiren, näher besprechen und wähle als Beispiel dafür die Drossel (Fig. 494, 495).

Die drei untersten Ringe der Trachea schieben sich so nahe zusammen, dass sie ventralwärts nur noch durch kaum sichtbare Nähte von einander getrennt sind; dorsalwärts sind sie zu einer homogenen Masse zusammengeflossen. Dieses modificirte, schwach trichterartig erweiterte Luftröhrenende ist in dorso-ventraler Richtung etwas zusammengepresst und bildet die sogenannte Trommel, einen von nahezu starren Wänden begrenzten Hohlraum, dessen Ausgang vom Theilungswinkel der Trachea her durch eine vorspringende, aus Kalkknorpel bestehende Leiste (Steg) in der Medianebene halbirt wird. Durch die

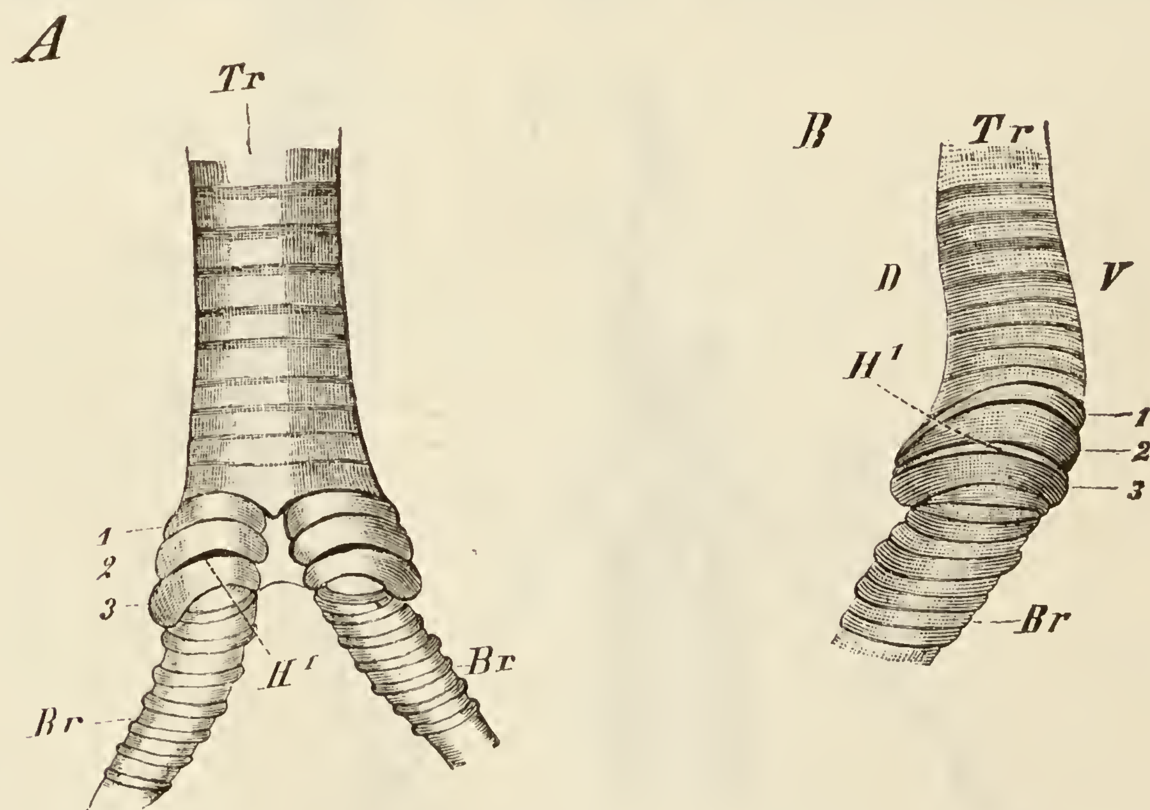


Fig. 494. Knorpelgerüste des unteren Kehlkopfes der Drossel. *A* Von der Ventralseite, *B* von der rechten Seite (Profilansicht), *D* Dorsal-, *V* Ventralseite. *Tr* Trachea, *Br* Bronchus, *H*[1] Membrana tympaniformis externa, welche sich zwischen dem zweiten (2) und dritten (3) Bronchialring ausspannt. 1 Der erste, an die Trachea stossende Bronchialring.

hieraus resultirende, rechte und linke Oeffnung gelangt man in die Bronchien (Fig. 494, *Br*), welche seitlich comprimirt sind (Fig. 494, **A**), so dass sie von vorne schmäler erscheinen als im Profil (Fig. 494, **B**).

Die drei obersten Bronchialringe jederseits sind zu grossen wurstartigen Körpern entwickelt (Fig. 494, 1, 2, 3), welche aber keineswegs eine Ring-, sondern nur eine Halbmondform mit abgerundeten Enden besitzen. Während sie nämlich ventralwärts in der Mittellinie beinahe zusammenstossen, erreichen sie kaum die Dorsalfläche und haften hier

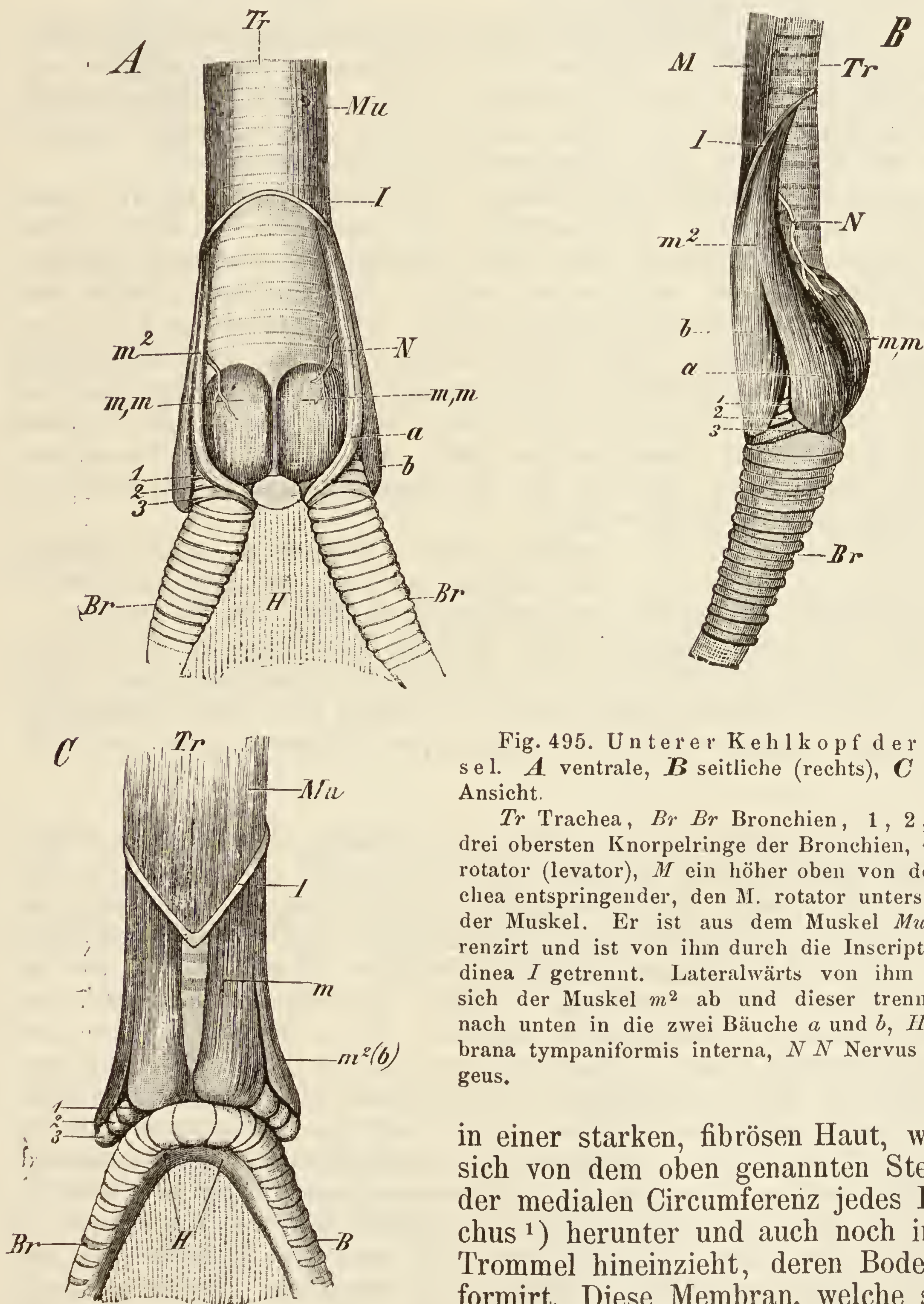


Fig. 495. Unterer Kehlkopf der Drossel. ***A*** ventrale, ***B*** seitliche (rechts), ***C*** dorsale Ansicht.

Tr Trachea, *Br Br* Bronchien, 1, 2, 3 die drei obersten Knorpelringe der Bronchien, *mm* M. rotator (levator), *M* ein höher oben von der Trachea entspringender, den M. rotator unterstützender Muskel. Er ist aus dem Muskel *Mu* differenzirt und ist von ihm durch die Inscriptio tendinea *I* getrennt. Lateralwärts von ihm spaltet sich der Muskel m^2 ab und dieser trennt sich nach unten in die zwei Bäuche *a* und *b*, *H* Membrana tympaniformis interna, *N N* Nervus laryngeus.

in einer starken, fibrösen Haut, welche sich von dem oben genannten Steg an der medialen Circumferenz jedes Bronchus[1]) herunter und auch noch in die Trommel hineinzieht, deren Boden sie formirt. Diese Membran, welche somit

1) Die Bronchialringe sind medianwärts nicht geschlossen, so dass hier die Bronchialwand ganz häutig ist.

zwischen dem Steg und den Bronchialknorpeln wie in einem Rahmen ausgespannt liegt, und welche auch noch oberhalb des Steges halbmondförmig ins Trachea-Lumen einspringt, ist schwingungsfähig und heisst Membrana tympaniformis interna. Eine zweite schwingungsfähige Membran liegt an der ventralen und lateralen Circumferenz des Bronchus. Sie heisst Membrana tympaniformis externa und spannt sich aus zwischen dem zweiten und dritten, in oben geschilderter Weise transformirten Bronchialring (Fig. 494, H^1 zwischen 2 und 3). Der erste und zweite Bronchialring sind starr und unbeweglich mit einander verbunden.

So kommt also durch die in beiden Bronchien vorhandenen Stimmbänder eine doppelte Stimmritze zu Stande. Die knorrigen Auftreibungen am Hinter- und Vorderende der drei ersten Bronchialknorpel dienen zu Muskelansätzen, denn auf der Beweglichkeit dieser Knorpel beruht die Spannung, resp. Entspannung der Stimmbänder.

Sämmtliche Muskeln sind paarig. Der mächtigste (Fig. 495, *mm*) entspringt dicht neben der ventralen Mittellinie von den letzten Trachealknorpeln und inserirt sich an den Vorderenden der zwei obersten Bronchialknorpel. Er stellt einen kurzen, dickbauchigen Muskel dar und wird in seiner Wirkung als Rotator, beziehungsweise Levator der genannten Knorpel durch einen breiten, lateral- und dorsalwärts liegenden Muskel unterstützt (*M*). Letzterer entspringt höher oben als *mm* und zwar in Verlängerung eines die ganze Dorsalseite der Trachea bedeckenden breiten Muskelbandes (*Mu*), von dem er nur durch eine Inscriptio tendinea (*I*) getrennt ist. Er inserirt sich am Hinterende von den genannten Bronchialknorpeln.

Lateralwärts von ihm spaltet sich ein schlanker, nach unten in zwei Bäuche (*a* und *b*) getrennter Muskel (m^2) ab, der sich am Vorder- und Hinterende des dritten Bronchialknorpels (Fig. 494, 3) inserirt.

Wie nun dieser Muskel durch Hebung des letzteren die Membrana tympaniformis externa weiter ins Canallumen einspringen macht und sie dadurch spannt, wird von Seiten der beiden erstgenannten Muskeln derselbe Effekt für die innere Stimmmembran hervorgebracht.

Es gibt Singvögel, die noch einen viel reicheren, bis auf sechs Paare steigenden Muskelapparat besitzen; allein es würde hier dessen Schilderung zu weit führen. Im Allgemeinen lässt sich eben, wie dies auch gar nicht anders zu erwarten ist, ein proportionales Verhältniss der Muskeln zu dem Grade der Stimmentwicklung constatiren. Somit werden wir bei Vögeln mit sehr einfacher Stimme nur einen sehr einfachen oder gar keinen broncho-trachealen Muskelapparat antreffen. So z. B. bei Hühnern und vielen Wasservögeln, wie bei der Ente, wo sich nur die auf die Gesammtbewegung der Trachea abzielenden, vom Sternum entspringenden Muskeln finden. Beim Männchen der Ente, sowie auch bei Tauchvögeln, ist die sogenannte Trommel zu einer grossen, asymmetrisch zur Trachea angeordneten Knochenblase entwickelt, die als Resonanzapparat fungirt (Fig. 496, *T*). Auch hier findet sich übrigens auf der medialen Seite des Ursprunges der Bronchien eine innere Stimmmembran und auch eine äussere, mit entsprechend transformirten Bronchialringen ist vorhanden. Erstere verbindet sich mit dem stark einspringenden Steg (Fig. 496, *S*), von welchem ein Ausläufer in querer Richtung in die grössere Hälfte der Trommelhöhle einspringt (Fig. 496, das *S* zwischen den *b b*). Ausserdem existirt noch eine

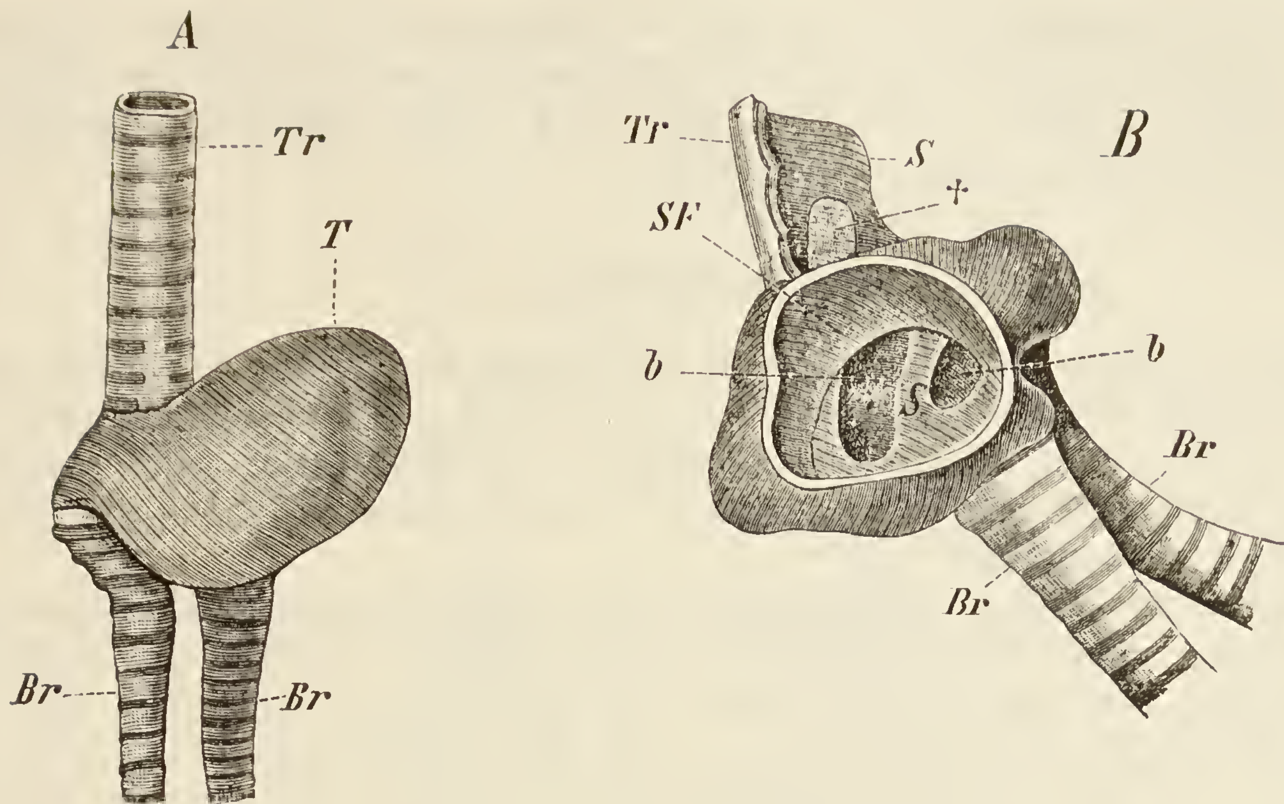


Fig. 496. Der untere Kehlkopf der männlichen Ente. *A* äussere, *B* innere Ansicht.

Tr Trachea, *Br* Bronchus, *T* die sogenannte Trommel, *S* Steg, von welchem ein Seitenausläufer (*S* zwischen den *b b*) in die Trommelhöhle hineinragt. Dadurch wird deren Communicationsöffnung mit der Trachea in zwei Abschnitte (*b b*) zerfällt und ausserdem wird jene durch die ringförmige Schleimhautfalte *SF* sehr beschränkt, † dünne Stelle im Steg.

starke, von der Wand her tief ins Lumen der Trommelhöhle einspringende Schleimhautfalte, die wahrscheinlich auch als schwingende Membran fungirt (*SF*).

Die Länge der Trachea wechselt bei Vögeln ausserordentlich, stets aber zeigt der Hyalinknorpel der vollkommen geschlossenen Ringe die Tendenz zu verkalken und wohl auch zu verknöchern. Die Trachea kann durch eine Scheidewand mehr oder weniger getheilt sein (Aptenodytes, Procellaria).

Bei manchen Vögeln, wie z. B. beim Schwan und Kranich, kommt sie z. Th. in die hohle Crista sterni, worin sie mehr oder weniger Windungen beschreibt, zu liegen, um dann wieder dicht neben ihrer Eintrittsstelle aus dem Sternum heraus und in die Brusthöhle hinabzusteigen. Die reichlichsten (6) Windungen der Trachea, wovon ich hier zwei Skizzen mittheile, sind durch P. Pavesi bekannt geworden (Fig. 497, *Tr*, *Tr*¹). Sie betreffen einige Vögel aus der Familie der Sturnidae und kommen

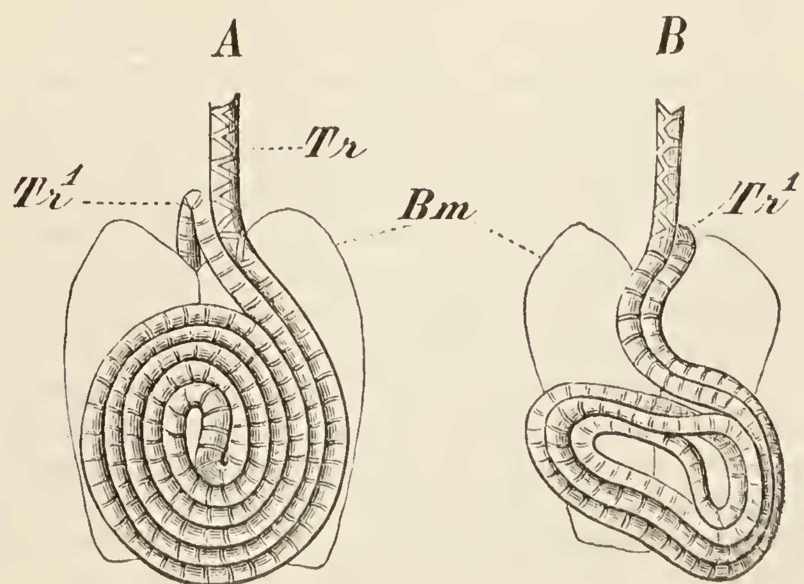


Fig. 497. Windungen der Trachea von Manucodia Keraudrenü. Nach Pavesi.

Tr Die ausserhalb der Brustmuskeln (*BM*) aufgerollte Trachea, *Tr*¹ ihr in die Brusthöhle hinabsteigendes Endstück.

zwischen die Brustmuskeln (*Bm*) und die äussere Haut zu liegen. Sie unterliegen den allergrössten individuellen Schwankungen, die auf verschiedenen Altersstadien beruhen (vergl. Fig. 497, **A**, **B**). Bei weiblichen Exemplaren sind sie stets viel weniger entwickelt.

d) SÄUGER.

Drei Punkte unterscheiden den Kehlkopf der Säuger von demjenigen aller übrigen Wirbelthiere: eine sehr reiche Differenzirung der Muskulatur[1]), sowie das constante Auftreten einer wohl ausgebildeten, selbständigen Epiglottis[2]) und eines Schildknorpels (Cartilago thyreoidea).

Letzterer besitzt ursprünglich (bei Schnabelthieren erhält sie sich zeitlebens; siehe unten) eine paarige Anlage, umhüllt den Kehlkopf kapselartig von aussen und vorne her und hängt nach oben mit dem Zungenbeinapparat, nach unten mit dem Ringknorpel zusammen (Fig. 498, *Ct*, *Ct*¹). Seine Entwicklungsgeschichte ist noch nicht genau bekannt, doch ist er wahrscheinlich auf Theile des Visceralskelets zurückzuführen, da auch bei höheren Säugethieren die Cartilago thyreoidea im Blastem des vierten embryonalen Kiemenbogens entsteht.

Der Ringknorpel (*Cr*) kann vorne offen oder rings geschlossen sein; seine hintere Circumferenz (*Cr*¹) erhebt sich häufig zu einer hohen Platte, auf der die Aryknorpel (*Ca*) artikuliren. Letztere wachsen oft an ihrem oberen Ende weit aus und letzteres kann sich als sogenannte Cartilago Santoriniana auch ganz abschnüren.

Ein weiterer Knorpel (Cartilago Wrisbergiana) findet sich zuweilen in der Plica ary-epiglottica. Bei Phocaena und auch beim Hund ist er stark entwickelt.

Ueber den Stimmbändern (sie fehlen allen Cetaceen), welche sich zwischen dem Schildknorpel und den Aryknorpeln ausspannen, buchtet sich die Schleimhaut taschenartig zu den sogenannten Ventriculi Morgagni aus, welche eine beträchtliche Ausdehnung erreichen und die auch beim Menschen zahlreichen individuellen Schwankungen unterliegen können. Dadurch ergeben sich oft Anklänge an die Anthropoiden (Fig. 498, **D**) und andere Affen, wo die Morgagnischen Taschen zu starken, bis weit am Hals herunter, ja bis zur Schulter und zur Brust sich erstreckenden Säcken ausgedehnt sein können. Auch bei andern Säugern, wie z. B. bei Canis vulpes finden sie sich stark ausgebuchtet (Fig. 498, **B**, †). Auch bei Mycetes (Fig. 498, **C**) erreichen sie eine ganz excessive Entwicklung und beim

---

1) Im Allgemeinen gelten dafür die vom Menschen her bekannten Verhältnisse, so dass also stets nur ein Dilatator und mehrere Constrictoren vorhanden sind. Alle Muskeln sind paarig und werden, wie überall, vom Vagus innervirt.

2) Der Kehldeckel (Fig. 498, *Ep*) dient als Schutzapparat für den Aditus ad laryngem. Er zeigt die mannigfaltigsten Formen, und kann rückgebildet (Sirenen) oder (Cetaceen) zu einem langen, röhrenförmigen Stück umgestaltet sein, das mit gleichfalls verlängerten Aryknorpeln einen an die hintere Nasenöffnung emporragenden Kegel bildet, durch welchen die Luftaufnahme und Abgabe erfolgt.

Die Röhre, welche bei Zahnwalen länger ist als bei Bartenwalen, und welche bei den ersteren fast senkrecht auf der Längsachse des Kehlkopfs steht, kommt folgendermaassen zu Stande. Die Epiglottis stellt eine dorsalwärts offene, tiefe Rinne dar, deren freie Ränder in ihrer ganzen Länge durch die Ligamenta ary-epiglottica mit den Giessbecken-Knorpeln verbunden sind. Aehnliches beobachtet man auch bei den Embryonen von Phocaena und von Marsupialiern.

Chimpanse erscheinen sie sogar zu drei grossen Säcken ausgedehnt, wovon der rechte und linke (Fig. 498, **D**, 1, 3) eine Ausstülpung je einer Morgagni'schen Tasche darstellt. Der dritte, medianwärts liegende Sack (2) ist nichts als eine zweite Ausstülpung des linken, seitlichen Sackes. Er erstreckt sich bis zum Körper des Zungenbeins empor und wird von diesem *(H)* in Gestalt einer grossen Knochenkappe z. Th. umhüllt [1]) (Resonanz-Blase) (Fig. 498, **C**, **D**).

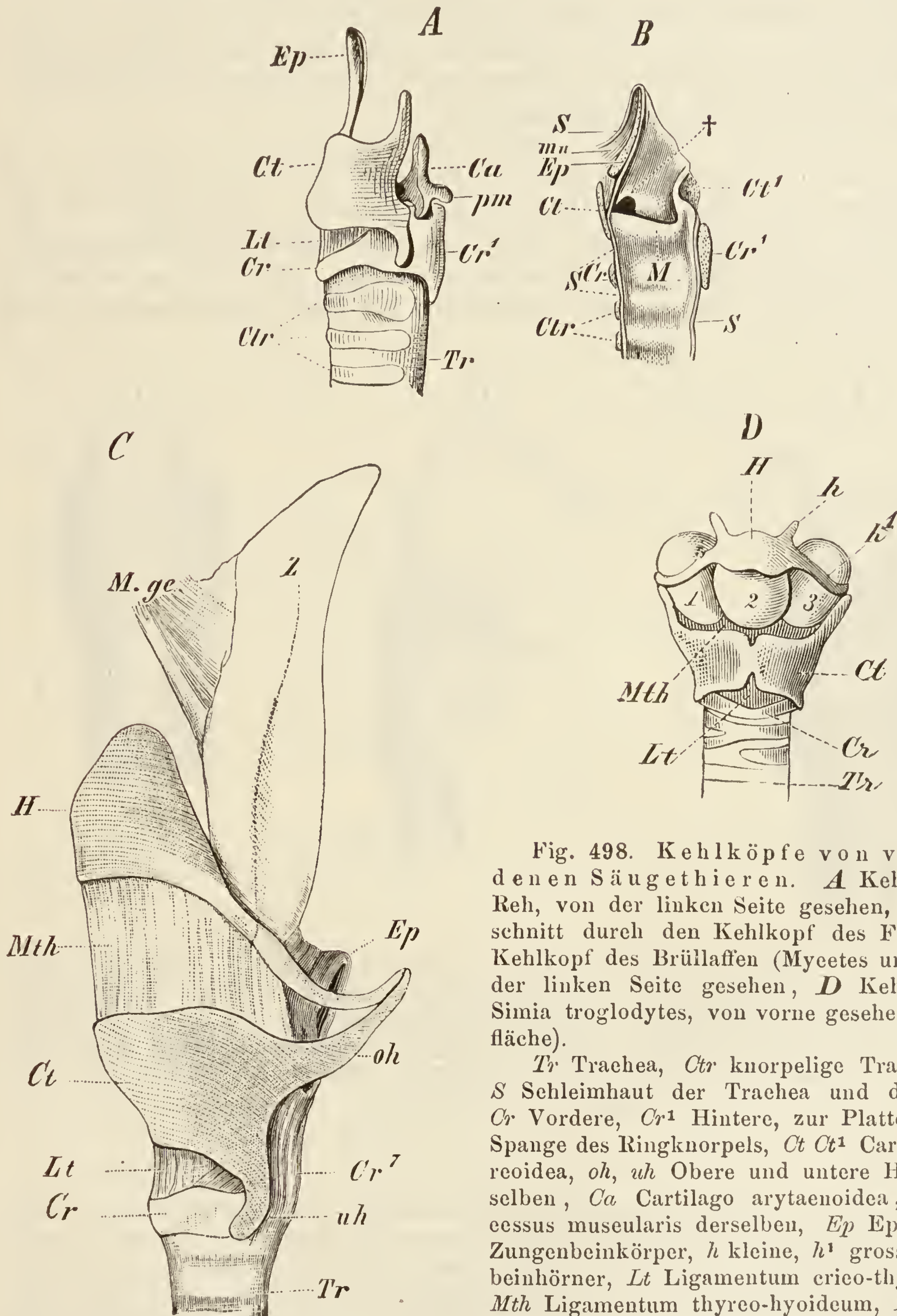


Fig. 498. Kehlköpfe von verschiedenen Säugethieren. *A* Kehlkopf vom Reh, von der linken Seite gesehen, *B* Längsschnitt durch den Kehlkopf des Fuchses, *C* Kehlkopf des Brüllaffen (Mycetes ursinus) von der linken Seite gesehen, *D* Kehlkopf von Simia troglodytes, von vorne gesehen (Ventralfläche).

Tr Trachea, *Ctr* knorpelige Trachealringe, *S* Schleimhaut der Trachea und der Zunge, *Cr* Vordere, Cr^1 Hintere, zur Platte erhobene Spange des Ringknorpels, *Ct* Ct^1 Cartilago thyreoidea, *oh*, *uh* Obere und untere Hörner derselben, *Ca* Cartilago arytaenoidea, *pm* Processus muscularis derselben, *Ep* Epiglottis, *H* Zungenbeinkörper, *h* kleine, h^1 grosse Zungenbeinhörner, *Lt* Ligamentum crico-thyreoideum, *Mth* Ligamentum thyreo-hyoideum, *M* Morgagni'sche Tasche, welche bei † eine starke Aussackung besitzt, 1, 2, 3 die drei Schallblasen von Simia troglodytes, *mu* Submucöses Gewebe mit Muskeln, *M. ge* Musc. genioglossus, *Z* Zunge.

1) Bei Mycetes ursinus (Fig. 498, C) gestalten sich die Verhältnisse folgendermaassen.

Die Morgagni'schen Taschen confluiren vorne in dem Winkel des Schildknorpels in

In anderen Fällen kommt es zur Entwicklung eines unpaaren, zwischen Schildknorpel und Epiglottis austretenden Kehlsackes.

Sehr bemerkenswerth ist der zwischen beiden Aryknorpeln sich ausstülpende laryngeale Sack der Bartenwale. Der denselben umspinnende M. thyreo-arytaenoideus wird ausgezogen und verdickt die Sackwand ausserordentlich. Die Zahnwale besitzen jenen Sack nicht; doch findet sich auch bei ihnen eine paarige Ausstülpung der Laryngealschleimhaut, aus welcher jener unpaare Sack der Bartenwale sich wahrscheinlich herausentwickelt hat (M. Weber).

Die die Morgagnischen Taschen von oben her begrenzenden Schleimhautfalten werden als falsche Stimmbänder bezeichnet; sie kommen nicht allen Säugethieren zu.

Von grossem Interesse ist der Kehlkopf der Schnabelthiere und zwar stimmen Echidna und Ornithorhynchus principiell mit einander überein, doch repräsentirt erstere eine niedrigere Entwicklungsstufe.

Hier liegt der Körper des Zungenbeines (Fig. 499, *ZB*) nahe an der Cartilago thyreoidea, die aus zwei nach oben hin convergirenden und durch

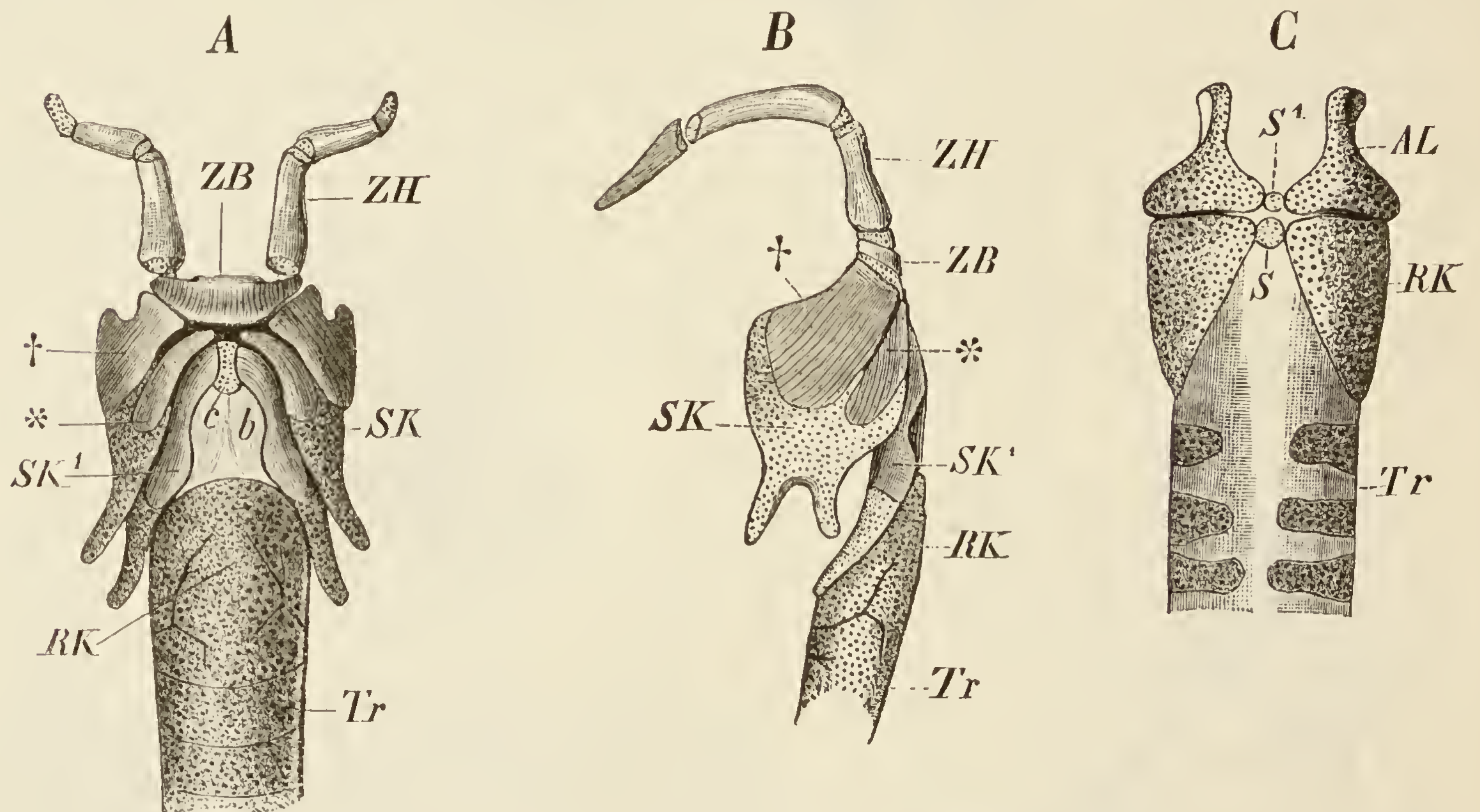


Fig. 499. Kehlkopf von Echidna. ***A*** ventrale, ***B*** seitliche, ***C*** dorsale Ansicht. *ZB* Körper des Zungenbeins, *ZH* kleine Zungenbeinhörner, *SK* grosse Zungenbeinhörner mit zwei Ossificationspunkten, SK^1 Schildknorpel, der sich bei *c* durch eine Knorpelcommissur mit seinem Gegenstück verlöthet, *b* bindegewebige Membran, *RK* Ringknorpel, in welchen dorsalwärts das Schaltstück *S* eingefügt ist. Ein ähnlicher Schaltknorpel (S^1) liegt zwischen den Giessbeckenknorpeln *AL*, *Tr* Trachea.

---

eine unpaare Bucht, in deren Hintergrund die Wurzel der Epiglottis entspringt. Rechts und links von dieser Stelle stülpt sich die Schleimhaut des Kehlkopfes zwischen den oberen Rand des Schildknorpels und das Zungenbein hinaus, wodurch hinter, d. h. dorsalwärts von der Membrana thyreo-hyoidea ein grosser, blasiger Raum entsteht. Dieser wird durch eine, schief von der Epiglottis aufsteigende fibröse Membran in zwei Abschnitte getheilt, einen kleineren linken und einen, wenigstens dreimal so grossen rechten. Nur letzterer setzt sich in den zur Knochenblase transformirten Zungenbeinkörper (*H*) fort.

Bei Cercopithecus sabaeus existirt nur eine unpaare Schallblase, die mit den Morgagnischen Taschen nichts zu schaffen hat. Sie communicirt mit dem Lumen des Kehlkopfes durch die Wurzel der Epiglottis hindurch, so dass letztere vom Winkel des Schildknorpels gleichsam abgeschnürt erscheint.

Knorpel (*c*) vereinigten schlanken Hälften besteht. Bei Ornithorhynchus sind sie synostotisch verbunden. Ihr oberer Abschnitt (*SK*[1]) ist knöchern, ihr unterer knorpelig. Zwischen ihnen spannt sich eine fibröse Haut (*b*) aus und letztere ist zugleich nach abwärts am Ringknorpel (*RK*) befestigt.

Der paarige Schildknorpel grenzt nach oben an ein ebenfalls paariges, mit zwei Ossificationspunkten versehenes Spangensystem (*SK*, † *), das wohl nichts anderes sein kann, als die grossen Zungenbeinhörner, die sich hier zu starken Platten verbreitert haben und so gewissermaassen eine zweite Cartilago thyreoidea darstellen. Nach oben, innen, sowie nach unten sind sie tief eingeschnitten, so dass sie in zwei Paare von Hörnern auslaufen.

Der Ringknorpel stellt einen starken, ventralwärts zu einer breiten Platte ausgedehnten Knorpel dar (Fig. 499), *RK*), dessen ursprünglicher Aufbau aus Trachealringen durch feine, regellos verlaufende, Spalten noch angedeutet wird. In der dorsalen Mittellinie ist er nicht geschlossen (Fig. 499 C, *RK*) und hört jederseits mit schiefen Rändern auf. Ein kleines rundliches Knorpelchen keilt sich oben dazwischen (Fig. 499 C, *S*) und ein noch kleineres (*S*[1]) liegt zwischen den beiden Aryknorpeln, die bereits die characteristische pyramidale Gestalt haben, wie sie bei den meisten Säugethieren vorkommt. Bei Ornithorhynchus fehlen diese Knorpelchen als discrete Stücke und erscheinen aufgenommen in die Substanz des Ringknorpels, der hier dorsalwärts einen completen, ringförmigen Abschluss erfährt.

Morgagni'sche Taschen sind weder bei Echidna noch bei Ornithorhynchus vorhanden und die Trachealknorpel stossen, wie wir dies bei sehr vielen andern Säugern beobachten, dorsalwärts nicht zusammen, sondern werden durch Bindegewebe ergänzt.

Die Epiglottis ist klein, häutig, aber gut differenzirt. Bei Ornithorhynchus besteht sie aus Hyalinknorpel (Wiedersheim).

Die Lungen im engeren Sinn.

a) DIPNOËR.

Während die beiden Lungen von Ceratodus zu einem unpaaren, weiten Sack ohne Spur eines trennenden Septums zusammenfliessen (Günther), gilt dies bei Lepidosiren annectens (Protopterus) nur für den vordersten, $1^1/_2$ Centimeter langen Abschnitt derselben. Gleich dahinter bleiben die Lungen von einander getrennt. Sie sind cylindrisch, an ihren Rändern zart eingekerbt und nach vorne zu, wo sie einen gemeinsamen Hohlraum umschliessen, nach beiden Seiten flügelartig verbreitert und stark gelappt. Sie erstrecken sich, rechts und links von der Aorta liegend, durch die ganze Leibeshöhle und liegen der Fascia transversa dorsalwärts fest an. Dabei sind sie nur an ihrer ventralen Fläche von Bauchfell überzogen und ihre Mucosa zeigt sich, dem Verlauf der Gefässe entsprechend, zu Leisten und Netzen erhoben; kurz man begegnet demselben wabigen Character, auf welchen ich schon in der Schwimmblase gewisser Fische hingewiesen habe. Allein ein regelmässiger, symmetrischer, strickleiterartiger Character der Trabekeln, wie er die Lunge von Lepidosteus characterisirt, existirt nicht bei Protopterus, wohl aber, nach den Angaben Günther's, bei Ceratodus.

Der genannte Autor ist der Ansicht, dass Ceratodus, dessen Lunge für gewöhnlich arterielles Blut empfängt und venöses abgibt (also wie eine

Schwimmblase), meistens kiemenathmend sei; versumpft aber das Wasser, wird es also mit irrespirabeln Gasen geschwängert, so athmet er mit der Lunge, d. h. schnappt Luft. Im letzteren Fall führt dann die rückführende Lungenvene rein arterielles Blut zum Herzen.

b) AMPHIBIEN.

Die Lunge von Proteus (Fig. 500, **A**) und Menobranchus (Fig. 500 **B**) steht insofern auf niedrigerer Entwicklungsstufe als jene der Dipnoër, als ihre Mucosa absolut glatt ist und somit eine viel geringere Oberflächenvergrösserung erkennen lässt. Dazu kommt noch, dass nur das vordere und hintere Ende lufthaltig und dem entsprechend beutelartig ausgedehnt ist. Da letzteres bei Menobranchus in viel stärkerem Maass der Fall ist, als bei Proteus, so wird daraus ersichtlich, dass das intermediäre, strangartige Stück bei letzterem Molch ungleich länger ausfallen wird, als bei ersterem (Fig. 500 **A** und **B**).

Dazu kommt noch, dass bei Menobranchus die Lungen an und für sich schon viel kürzer sind als bei Proteus, indem sie nur bis zum Duodenum nach hinten ragen [1]; bei beiden Thieren aber wird die rechte Lunge von der linken an Länge übertroffen und zwar ist, dem schlankeren Körperbau gemäss, bei Proteus der Differenzirung eine weit beträchtlichere, als bei Menobranchus.

In der Nähe des Vorderendes hängen beide Lungen unterhalb des Kehlkopfes eine kleine Strecke weit in die Mittellinie zusammen und bei Proteus erzeugen sie nach vorne von jener Stelle zwei blindsackartige Ausläufer.

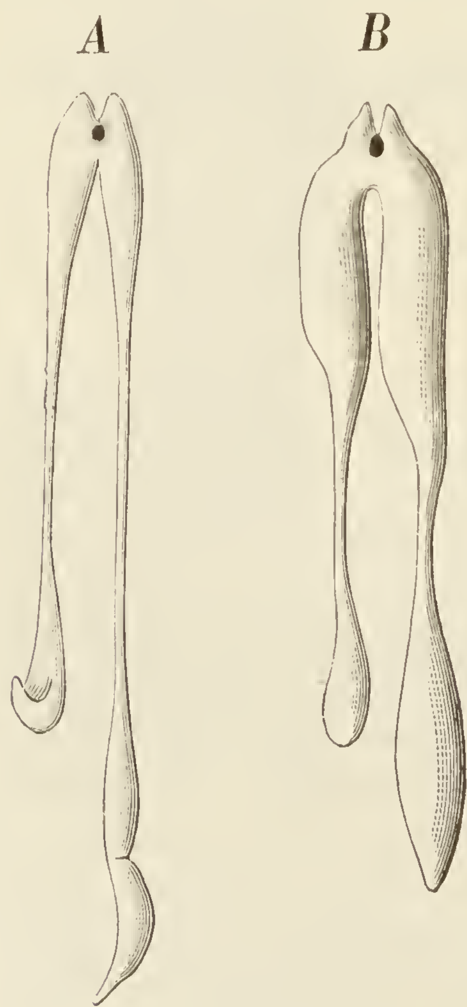


Fig. 500. Lungen von Proteus (*A*) und Menobranchus (*B*).
Vorne an dem schwarzen Punkt liegt der Eingang.

Das hintere Lungenende ist viel dickwandiger als das vordere.

Jede Lunge ist durch ein kurzes, starkes Mesenterium an die Rückwand befestigt.

Siren und Amphiuma besitzen je zwei dicht nebeneinander liegende, mit der Aorta eng verlöthete, cylindrische, runde Lungenschläuche, welche bei dem erstgenannten Thier in ziemlich gleichmässiger Länge fast bis zur Cloake nach hinten ragen, während sie bei Amphiuma eine ungleiche Ausdehnung besitzen. Die eine Lunge nähert sich nämlich der Cloake bis auf circa 4—5 Centimeter, während die andere 10 Centimeter davon entfernt bleibt.

Das Mittelstück bleibt — und dies gilt namentlich für Siren — dem vorderen und hinteren Lungen-Abschnitt gegenüber an Volumen etwas zurück, worin wohl eine Annäherung an die Verhältnisse der übrigen Ichthyoden zu erblicken ist.

Die Innenfläche der Lunge erhebt sich, ganz ähnlich wie diejenige der Schwimmblase von Lepidosteus, zu einem, in regelmässigen

1) Die Länge der Proteuslungen ersieht man am bequemsten aus Fig. 453.

Intervallen angeordneten Trabekelsystem [1]). Wie dort, so laufen auch hier (deutlicher bei Amphiuma (Fig. 501, **A**) als bei Siren (Fig. 501, **B**)) zwei starke, Gefässe führende Längsleisten (*G G*) an der Lunge hinab und diese werden durch Querbalken strickleiterartig miteinander verbunden [2]). Zwischen den so gebildeten Feldern oder Maschen findet sich ein Netzwerk aus Maschen zweiter und dritter Ordnung. Letztere erreichen bei Amphiuma eine ungleich feinere Entwicklung als bei Siren und am allerfeinsten finde ich sie bei Menopoma.

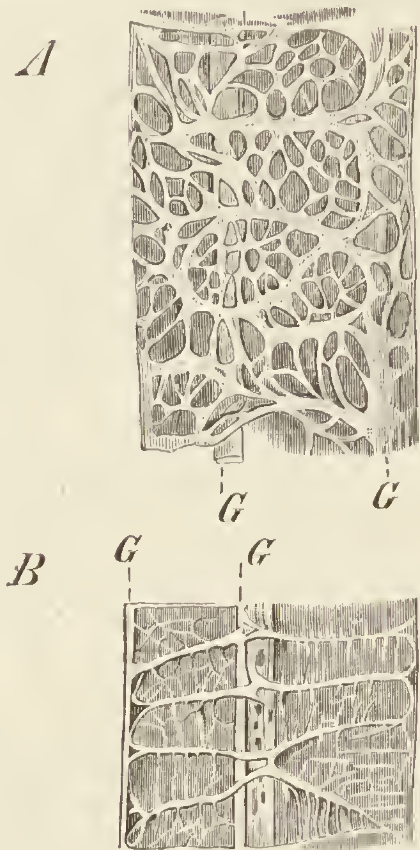


Fig. 501. Innenfläche von Urodelen-Lungen. *A* von Amphiuma, *B* von Siren.
G G starke Längsgefässe, durch quere Gefässzüge verbunden.

Bei letzgenanntem Derotremen sind die Lungen äusserst zartwandig und so kurz, dass sie nicht einmal bis zur Leibesmitte nach hinten ragen. Dafür sind sie aber stark spindelförmig aufgetrieben und besitzen an ihrem Hinterende einen wurstförmigen, schwach gekrümmten Appendix.

Zwei grosse Längsgefässe ziehen auch hier auf den Lungen nach hinten und werden durch kleinere Blutbahnen miteinander verbunden, allein es handelt sich hier um keinen regelmässigen Verlauf mehr, sondern nur um ein regelloses, ausserordentlich feines Maschenwerk, das gar nicht oder kaum ins Lumen einspringt.

Auch bei Menopoma hängen die Lungen an wohlausgebildeten Mesenterien.

Bei den Salamandrinen stellen die Lungen in der Regel gleichmässige, etwa bis zum Ende des Magens reichende, cylindrische Schläuche dar, welche haustraartige Ausbuchtungen zeigen können (z. B. bei Salamandra atra), und in diesem Falle findet sich dann im Innern ein deutliches Trabekelsystem. Beim Axolotl und allen übrigen Molchlarven ist ihre Oberfläche absolut glatt.

Auch mehr oder weniger reichliche Pigmentablagerungen können sich in ihrer Wand vorfinden.

Bei Gymnophionen (Fig. 454, *L*, *L* [1]) sind die Lungen, ent-

1) Dasselbe kommt dort am schönsten zur Entwicklung, wo sich die etwas aufgetriebenen Vorderenden der Siren-Lunge enge an den Oesophagus heranschieben. Sie verwachsen an jener Stelle mit dem Boden und der Dorsalwand des Herzbeutels und letztere muss eingeschnitten werden, um sie bis nach vorne gegen die Bronchien verfolgen zu können. In den Theilungswinkel der Bronchien springt ein häutiges, halbmondförmig ausgeschnittenes Septum von hinten herein.

2) In welcher Art und Weise die Ichthyoden von ihren Lungen Gebrauch machen, ist noch nicht genügend bekannt, dass dies aber von Seiten der Siren lacertina in viel ausgedehnterem Maasse der Fall sein muss, als bei den übrigen Ichthyoden, beweist neben der trabeculären Lungen-Innenfläche dieses Thieres noch folgende Thatsache. Siren lacertina, die immer an die Oberfläche kommt, um Luft zu schnappen, vermag längere Zeit ohne Kiemen zu leben und mehrere Stunden ausserhalb des Wassers zuzubringen, ein Punkt, auf den ich früher schon (Gegenbaur's Morph. Jahrb. 1877) aufmerksam gemacht habe und woraus ich den Schluss ziehen zu dürfen glaube, dass die von Weismann und Chauvin an Axolotln mit Erfolg durchgeführten Umwandlungsversuche auch bei Siren lacertina von Erfolg gekrönt werden dürften. Derartige Versuche sind aber bis jetzt noch nicht angestellt worden.

sprechend der schlangenähnlichen Leibesform, sehr ungleich entwickelt. Die linke ist nur einige Millimeter, die rechte 6—8 Centimeter lang, gleichmässig cylindrisch, walzenförmig. Im Innern findet sich ein reiches Balkennetz.

Die Lungen der Anuren stellen zwei weite, dünnwandige, symmetrisch gelagerte Säcke dar. Bei ihrem Ursprung aus der Stimmlade halsartig verengt, dehnen sie sich weiterhin zu ellipsoiden, mit weitem Lumen versehenen Blasen aus, die beide von gleicher Grösse sind und nach hinten zipfelartig zugespitzt enden. Mit Ausnahme ihres, an der Stimmlade adhärirenden Anfangstheils liegen sie mit ihrer ganzen übrigen Masse frei im Leibesraume und erhalten hier, wie bei den Urodelen, von Seiten des Bauchfelles einen serösen, glatten Ueberzug, eine Pleura.

An ihrer Innenfläche findet sich ein reiches Netzwerk, das aus zahlreichen, ins Lumen einspringenden Bälkchen besteht. Ihre Stärke unterliegt ausserordentlich zahlreichen Schwankungen, immer jedoch stehen sie, wie bei Urodelen, in gerader Proportion zu den unterliegenden Gefässen, d. h. sie repetiren letztere in Form eines zierlichen Reliefs. Der grosse Blutreichthum lässt das frische Organ zart hellroth erscheinen, und da, wie oben bemerkt, die Wände sehr dünn sind, so schimmert das Balkenwerk schon äusserlich durch und erzeugt auf der Lungenoberfläche eine netzartige Zeichnung.

Die grösseren Gefässe verlaufen stets an der Peripherie der weiteren Maschen, während die kleineren, beziehungsweise die Capillaren im Binnenraume, im Fundus derselben angeordnet sind. Sämmtliche Oeffnungen des so entstehenden, aus vier- bis fünfeckigen Nischen oder Alveolen componirten Netzwerkes sind dem allgemeinen Lumen des Lungensackes zugekehrt, so dass die eingeathmete Luft mit der gesammten, alveolaren Binnenfläche in Contact zu kommen im Stande ist.

Die eigentliche Gerüstsubstanz der Lunge besteht aus einem faserigen Bindegewebe, dem zahlreiche elastische Fibrillen und vor Allem grosse Mengen glatter Muskelfasern beigemischt sind. Dazu kommen noch schwarze Pigmentzellen.

Die Muskelzüge bilden, nächst den eingelagerten Gefässen, die Hauptstütze der die Alveolenmaschen bildenden Leisten und zwar treten sie besonders reichlich in den verdickten, freien Innenrändern derselben auf. Von diesen starken und compacten Hauptstämmen gehen dünnere Züge und von diesen selbst wieder einzelne, isolirte Muskelfasern ab, um über den flachen Grund der Alveolen, nahe ihrer inneren Oberfläche wegzuziehen (C. K. Hoffmann).

Die respiratorischen Capillarnetze ziehen, unregelmässige, rundliche oder polygonale Netze bildend, über die kleineren Alveolensepta continuirlich hinweg und würden, abgesehen von ihrer der Lungenwand angewachsenen Circumferenz, frei in das Lungenlumen zu liegen kommen, wären sie nicht von einem, die ganze respirirende Lungeninnenfläche überziehenden Plattenepithel bedeckt. Die Zellkerne kommen dabei stets in die Lichtungen der Capillarmaschen zu liegen.

Auf den freien Rändern aller höheren Leisten, sowie in der Lungenwurzel finden sich als Fortsetzungen des den Vorderarm characterisirenden Epithels cylindrische Flimmer- und Becherzellen. Solche cylindrische Zellen liegen oft auch gruppenweise mitten im Alveolenepithel, wo sie eine grössere Capillarmasche erfüllen können (C. K. Hoffmann).

Nach den Untersuchungen Küttner's spaltet sich die an die Lunge herantretende Arteria pulmonalis in rascher Aufeinanderfolge in drei, gleich dicke Hauptstämme (Ramus posterior, externus und internus), die unter allmäliger Convergenz zur Lungenspitze ziehen.

Jeder dieser Hauptstämme erzeugt auf seinem Wege dahin einen kürzeren, ebenfalls zur Lungenspitze gehenden Zweig, so dass die Lungenoberfläche in sechs arterielle Gefässsectoren getheilt wird. Von diesen sechs Gefässen strahlen Zweige zweiter resp. dritter Ordnung federbartartig aus und erst aus ihren Enden bilden sich baumartige Verzweigungen mit endlichem capillären Zerfall. Von hier aus erfolgt dann wieder die Sammlung zu einem capillaren Venennetz, dessen Muttergefäss, eine kurze Strecke sichtbar, an das erste nächste Septum tritt und in die Tiefe hinabsteigt. An den meisten Alveolen begegnet man einer zuführenden Arterie und zwei bis drei abführenden Venenwurzeln.

c) REPTILIEN.

Hier, wie überall, richtet sich die Form der Lunge im Allgemeinen nach derjenigen des Körpers, allein ihre Architectur erreicht eine ungleich höhere Ausbildung, als dies bei den Amphibien der Fall ist; ja wir sehen, was Aeby mit Recht hervorhebt, in den höheren Typen (Crocodilier) schon den Bauplan der Vogel- und Säugethierlungen vorgezeichnet.

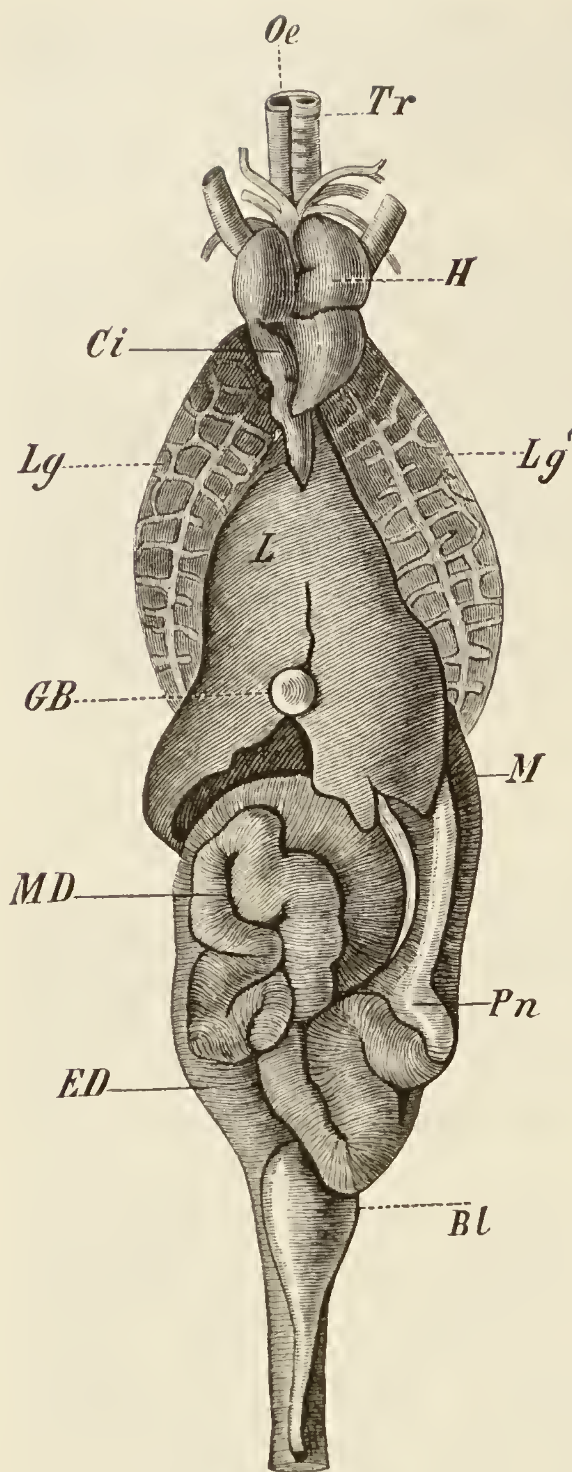
Diese hohe Vollendung im Aufbau der Lunge beruht in letzter Instanz einerseits auf dem ausschliesslichen Luftleben dieser Thierklasse, andererseits in dem Zurücktreten der Hautrespiration, welche zusammen mit der Kiemenathmung bei Amphibien noch eine ausserordentlich wichtige Rolle zu spielen berufen ist. Hier bei den Reptilien concentrirt sich das ganze Athemgeschäft fast ausschliesslich auf die Lungen und diese erzeugen deshalb eine Flächenvergrösserung der respirirenden Schleimhaut, wie sie uns noch nirgends bei den Anamnia entgegentritt.

Zugleich schliesst — und das ist der characteristische Unterschied zwischen der Amphibienlunge und derjenigen der höheren Reptilien, wie der Chelonier[1]) und Crocodilier — der Bronchus mit seiner Einmündung in den Lungensack nicht mehr ab, sondern erstreckt sich, baumartig sich verästelnd, in die Lungensubstanz hinein und durchwächst sie bis zu ihrem hintersten Ende. Das genauere Verhalten werde ich später schildern und jetzt zunächst diejenigen Reptilien abhandeln, deren Lunge noch eine viel einfachere, an diejenige der Amphibien anknüpfende Structur zeigt, ich meine die Saurier.

---

1) Weichschalige Schildkröten (Amyda mutica und Aspidonectes spirifer), welche sehr lange (bis zu 10 Stunden) unter Wasser verbleiben, besitzen in der Pharyngealschleimhaut, besonders reichlich längs der Hyoidbögen und rings um die Glottis, fadenförmige, reich vascularisirte Fortsätze, die als Organe für die Wasserathmung dienen. Die Thiere füllen nämlich regelmässig, etwa 16mal in der Minute, Mund und Pharynx mit Wasser, das sie dann abwechslungsweise wieder entleeren. Dabei führt der Hyoid-Apparat ganz ähnliche Bewegungen aus, wie man sie bei dem entsprechenden Vorgang bei Fischen beobachtet.

Dass es sich dabei um eine wirkliche Athmung handelt, wird durch Gasanalysen bewiesen und es ist nicht unwahrscheinlich, dass die Pharyngealschleimhaut auch beim Luftathmen als ein Athmungsorgan benützt wird.



Die Lungen von Lacerta stellen zwei länglich-ovale Säcke dar mit spitz ausgezogenem Hinterende, welches etwa bis ins Niveau der Gallenblase sich erstreckt (Fig. 502). Beide Säcke besitzen so ziemlich dieselbe Grösse und umschliessen, wie die Amphibienlungen, einen weiten, centralen Hohlraum, der mit Wimperepithel ausgekleidet ist. In den Wänden finden sich glatte Muskelfasern und die Mucosa erhebt sich zu einem äusserst feinen, filigranartigen Trabekelwerk, welches nach vorne zu, an der Einmündungsstelle des Bronchus einen besonders dichten, badeschwammartigen Character annimmt. Weiter nach hinten zu wird die Lungenwand immer dünner, transparenter, amphibienähnlich [1]).

Was die Lunge der Chamaeleoniden betrifft, so ist sie von ganz besonderem Interesse und soll deshalb hier etwas näher besprochen werden (Fig. 503, **A** und **B**).

Fig. 502. Situs viscerum von Lacerta agilis.

Oe Oesophagus, *M* Magen, *MD* Mitteldarm, *ED* Enddarm, *L* Leber, *GB* Gallenblase, *Pn* Pankreas, *Bl* Harnblase, *Lg* *Lg*¹ die beiden Lungen mit ihrem Gefässnetz, *H* Herz, *Ci* Vena cava inferior, *Tr* Trachea.

Es handelt sich um zwei, annähernd gleich grosse, äusserst zarte, dünnwandige Säcke, die, wie bei Lacertiliern, in ihrer vordersten Partie aus dichterem, spongiöserem Gewebe bestehen, als weiter hinten, wo auch die Capillar-Maschen ungleich weitere sind als vorne. Diese vordere Lungenpartie zerfällt durch im Innern auftretende Scheidewände jederseits in drei parallel miteinander in der Längsaxe des Organs liegende Hohlräume, welche sich in den einmündenden Bronchus öffnen (Fig. 503, **B** bei *A*, *B*, *C* und *A*¹, *B*¹, *C*¹). Anfangs gänzlich von einander getrennt, stehen dieselben weiter nach hinten zu durch zahlreiche Oeffnungen mit einander in Verbindung, bis sie schliesslich ganz aufhören und eine einheitliche Lungenhöhle zu Stande kommt. Jene Septalbildungen sind ganz regelmässig und beruhen in den Gefässverhältnissen. Die grossen Blutbahnen grundiren nämlich gewissermaassen die Lungenarchitectur in ihren Hauptzügen vor, d. h. sie sind das bestimmende Moment für die Anlage des bei **Chamaeleoniden** zum erstenmal in die Erscheinung

1) Die Lunge von Amphisbaena, deren interessantes Verhalten zur Trachea ich früher schon erwähnt habe, ist insofern höher entwickelt, als diejenige der Lacertilier, als sie kein einheitliches centrales Lumen mehr besitzt, sondern von einem feinen Bälkchennetz durchflochten ist.

tretenden intrapulmonalen (bronchialen) Röhrensystems, welches in der aufsteigenden Thierreihe weiterhin eine so hohe Ausbildung erfährt. Das Primäre sind also die Blutbahnen, zu welchen dann, wie das durch das baumartig aussprossende Bronchus-Ende bewiesen wird, stützende Knorpelelemente erst secundär hinzutreten (Wiedersheim).

Am ventralen und hinteren Lungenrand entspringt eine grosse Anzahl von wurst-, fransen- oder schlauchartigen Gebilden (Fig. 503, **A** und **B**), welche sich ganz so, wie die später zu betrach-

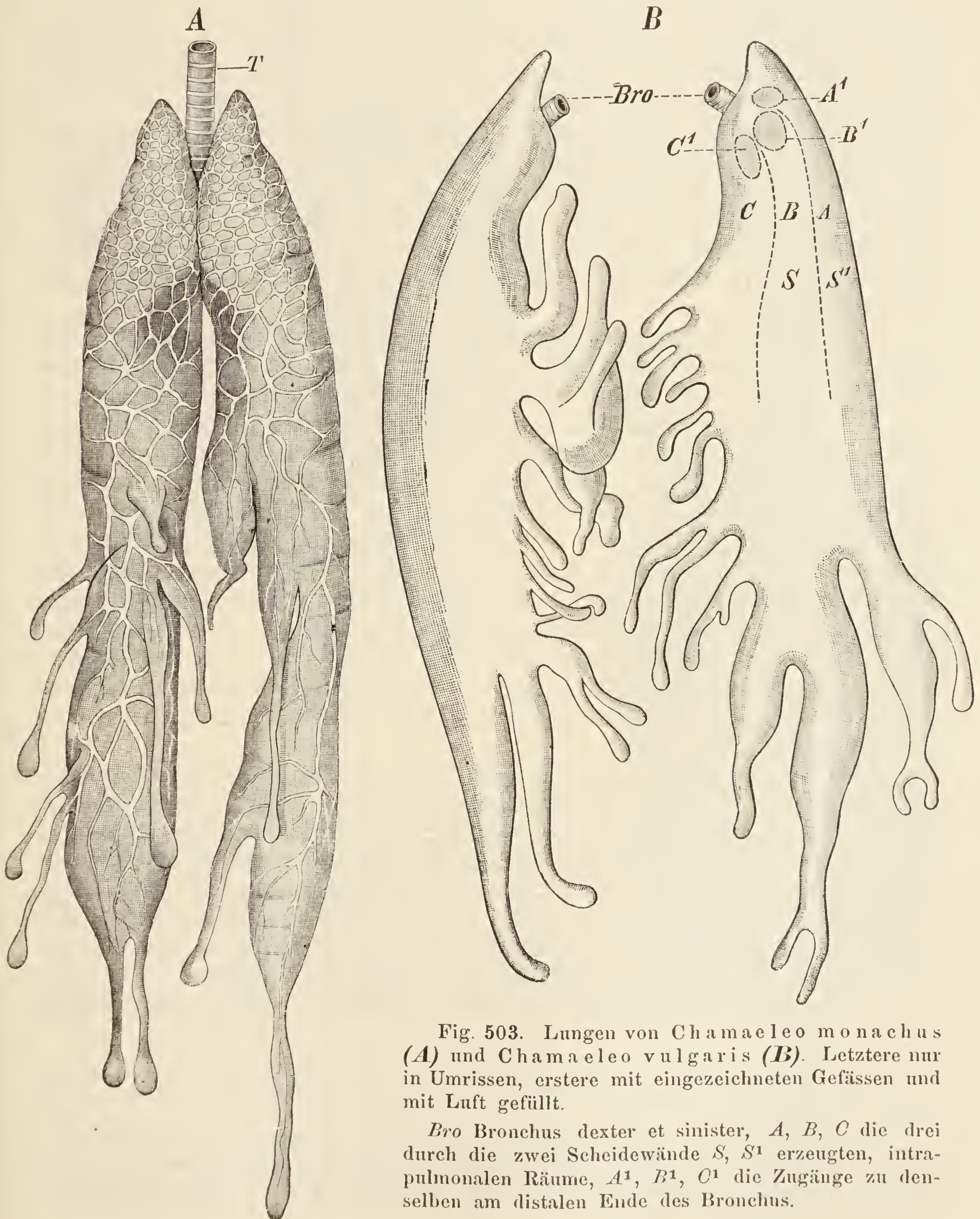


Fig. 503. Lungen von Chamaeleo monachus *(A)* und Chamaeleo vulgaris *(B)*. Letztere nur in Umrissen, erstere mit eingezeichneten Gefässen und mit Luft gefüllt.

Bro Bronchus dexter et sinister, *A*, *B*, *C* die drei durch die zwei Scheidewände S, S^1 erzeugten, intrapulmonalen Räume, A^1, B^1, C^1 die Zugänge zu denselben am distalen Ende des Bronchus.

tenden Luftsäcke der Vögel, in die Zwischenräume der Baucheingeweide einbohren. Sowohl nach Zahl als nach Form unterliegen sie starken Schwankungen und können sich sogar bis in die Schwanzwurzel hinein nach hinten erstrecken. Sie sind von der Lunge aus mit Luft füllbar und dienen dazu, das Thier im Affect aufzublähen. Es handelt sich also um ein Schreckmittel. — Diese Fähigkeit der Lunge, Auswüchse zu erzeugen, hat sich von den Reptilien auf die Vögel nicht nur fortvererbt, sondern in ganz bestimmter Richtung bei letzteren weiter entwickelt. Auch bei letzteren finden übrigens die Luftsäcke da und dort noch eine ähnliche Verwendung (Sula, Pelikan, Chauna chavaria).

Die Lungen der Ophidier, wovon sich häufig, ganz ähnlich wie bei Gymnophionen und Amphisbaenen, nur die eine, und zwar die rechte entwickelt, während die linke entweder ganz schwindet, oder doch meist nur sehr rudimentär erscheint, sind insofern nach dem Typus der Saurierlunge gebaut, als man auch bei ihnen in der Regel ein mehr oder weniger ausgedehntes, centrales Lumen unterscheidet. Die Stärke und Dicke der dasselbe von aussen begrenzenden, feinmaschigen Lungenwand steht in umgekehrter Proportion zur Ausdehnung jenes Lumens, doch ist sie in der Regel viel beträchtlicher als bei Sauriern und dadurch compensirt sich wohl der functionelle Ausfall der einen Lunge.

Die Längenausdehnung des einen Lungensackes schwankt sehr bedeutend, so kann er sich bis zur Grenze des mittleren und hinteren Rumpfdrittels (Ringelnatter) oder bis zum After erstrecken (Acrochordus).

Bei manchen Schlangen besitzt die Wand des hinteren Lungenendes keinen spongiösen Character mehr und auch die Gefässverhältnisse weisen darauf hin, dass dieser Abschnitt keiner respiratorischen Function mehr fähig ist (Stannius, Hyrtl). Es kann uns dies nicht Wunder nehmen, wenn wir — und ich habe von den Dipnoërn an häufig darauf hinzuweisen Gelegenheit gehabt — erwägen, dass der vordere Lungenabschnitt vor dem hinteren überall durch eine kräftigere Entfaltung und höhere Differenzirung prävalirt[1]). Dadurch ist auch, meiner Meinung nach, der Weg vorgezeichnet, den die Entwicklung der Lunge bei deren Umwandlung aus der Schwimmblase in ein Respirationsorgan genommen haben muss.

Bei Cheloniern und Crocodiliern, wo stets beide Lungen gleichmässig und zwar zu stattlichen, bei den erstgenannten bis zur Beckengegend ausgedehnten, ovalen Säcken mit kleinen haustraartigen Ausbuchtungen entwickelt sind, senkt sich der Bronchus in das Lungeninnere hinein und lässt sich, unter beharrlicher Abgabe von Seitenbronchen und unter Beibehaltung seines Knorpelgerüstes, durch das ganze Organ hindurch bis zu seinem Hinterende verfolgen, ein Verhalten, auf das ich später ausführlich zurückkommen werde[2]).

So ist also aus der sehr einfachen Amphibien- oder Lacertilierlunge

1) Ein schlagendes Beispiel dafür bildet die Lunge von Heterodon simus (vergl. Stannius).

2) In Anbetracht der eigenthümlichen Skeletverhältnisse, beziehungsweise der Starrheit der Leibeswandungen wird die Lunge durch das Zwerchfell und den Musc. transversus abdominis, vielleicht auch durch die Bewegung der Vorderextremität comprimirt resp. expandirt (Stannius, Garrod).

ein sehr complicirtes, aus einem Röhrensystem bestehendes Organ geworden.

Die einzelnen Röhren führen in ebenso viele, durch Septa von einander abgekammerte Säcke oder Räume der Lunge und wir dürfen mit Sicherheit annehmen, dass für ihre typische, von Aeby ans Licht gezogene Anordnung die Verhältnisse der Lungengefässe, wie vor Allem der Arteria pulmonalis bestimmend gewesen sind. Letztere erscheint als der feste Punkt, der durch alle Wandlungen seiner Umgebung hindurch unerschüttert stehen bleibt.

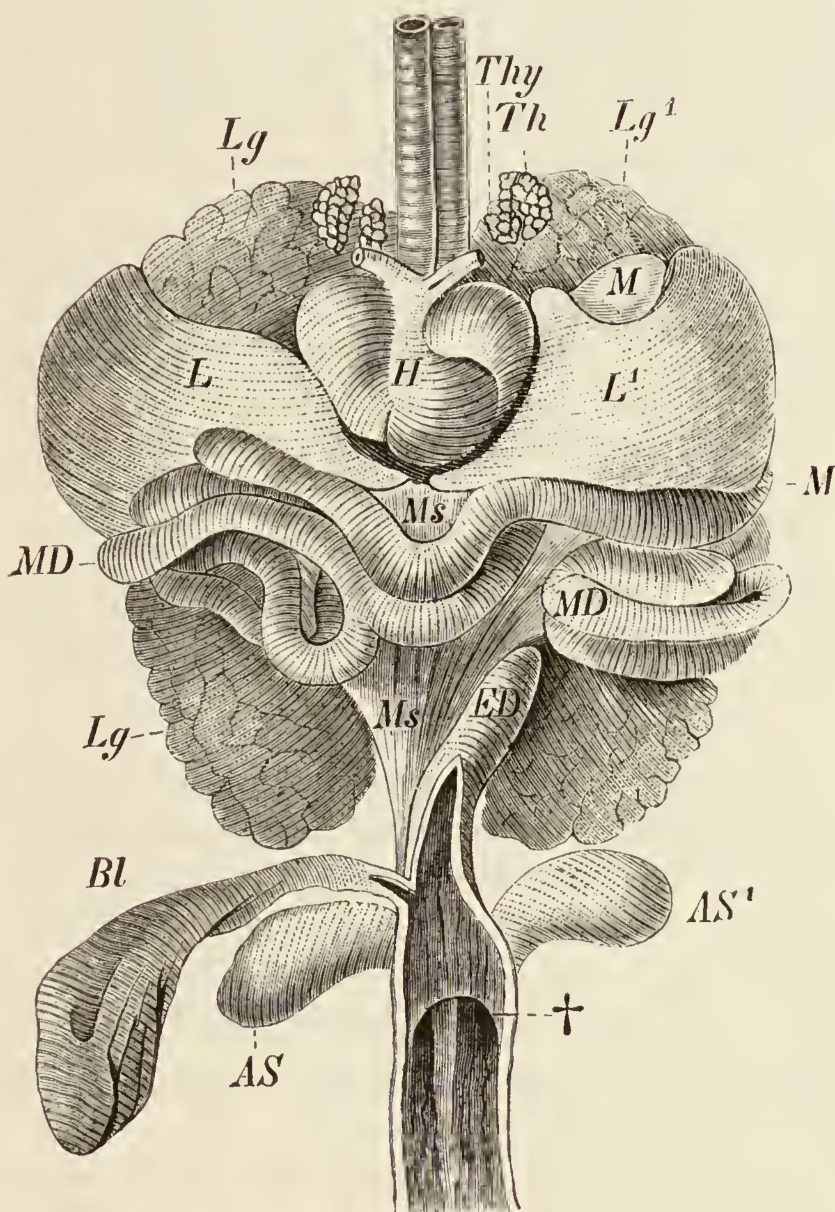


Fig. 504.

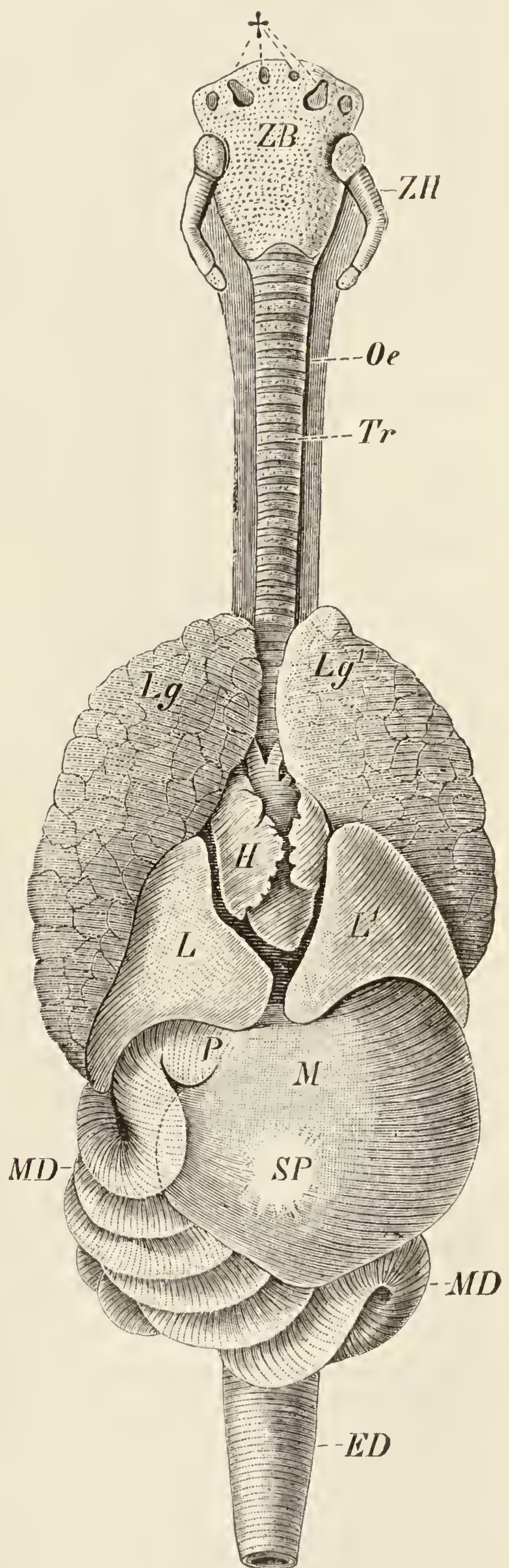


Fig. 505.

Fig. 504. Gesammter Situs von Emys europaea.

Th und *Thy* Glandula thyreoidea und Thymus, neben welchen der Oesophagus und die Trachea herabziehen (in der Figur nicht bezeichnet), *Lg*, *Lg*¹ Lungen, *H* Herz, *L L*¹, die Leber, *M*, *M* der Magen, welcher sowohl oben als unten den linken Leberlappen überragt, *MD*, *MD* Mitteldarm, an dem Mesenterium *Ms* suspendirt, *ED* Enddarm ventralwärts aufgeschnitten, *Bl* Harnblase collabirt, † Eingang in die Analsäcke *AS*, *AS*.

Fig. 505. Situs viscerum von Alligator. *Oe* Oesophagus, *M* Magen, *SP* Sehnenplatte desselben, *P* Pylorusgegend, *MD*, *MD* Mitteldarm, *ED* Enddarm, *L*, *L*¹ Rechter und linker Leberlappen, welche dorsal vom Herz miteinander verbunden sind, *H* Herz (Auricula cordis), *Lg*, *Lg*¹ Rechte und linke Lunge, mässig aufgeblasen, *Tr* Trachea, *ZB* Zungenbeinkörper bei † perforirt, *ZH* Zungenbeinhörner.

Ich werde darauf gleich näher einzugehen haben, nachdem ich mich zuvor noch über die Textur der Chelonier- und Crocodilierlunge ausgesprochen haben werde.

Dem oben Mitgetheilten gemäss hätten wir es in jeder Lunge mit einer Anzahl neben einander liegender, nicht mehr unter einander, sondern nur mit dem Bronchus communicirender, blindsackartiger Räume zu schaffen. Daraus ergibt sich ein maschiges, wabiges Gefüge, und indem von der Innenwand eines jeden Hohlraumes wieder secundäre und tertiäre Maschen vorspringen, erhält das Ganze geradezu ein spongiöses Aussehen. In den Wänden finden sich neben Pigmentzellen und elastischen Elementen auch glatte Muskelfasern, ja letztere sind oft so mächtig entwickelt, dass sie die Hauptmasse des ganzen Gewebes ausmachen. Die Capillaren sind nur mit einer Seite der Lungenwand angewachsen, mit ihrem grössten Umfang aber ragen sie frei in den Luftraum der Alveole hinein, und sind hier von einem Plattenepithel überzogen. Auf den freien Rändern aller grösseren Septa und Leisten, sowie in der Fortsetzung der Bronchi findet sich ein mit Becherzellen vermischtes Flimmerepithel. Auch Lymphräume finden sich in dem bindegewebigen Lungenstroma (C. K. Hoffmann).

Ventral und caudal sind die Lungen vom Peritoneum überzogen, dorsal aber bei Cheloniern dem Plastron angewachsen.

Bei Crocodiliern finden sich besondere, die Lungen einschliessende Pleuralsäcke, wie überhaupt in der Rumpfhöhle dieser Thiere viel zahlreichere, seröse Sackbildungen existiren als bei den übrigen Reptilien.

Was nun den Ursprung, das Wesen, die Bedeutung des bronchialen Röhrensystemes, sowie seine Beziehungen zur Arteria und Vena pulmonalis für die gesammte Architectur der Lunge anbelangt, so haben wir erst in den letzten Jahren einen befriedigenden Einblick darein bekommen und zwar durch die schöne Arbeit Chr. Aeby's.

Zunächst gilt der fundamentale Satz, dass der Bronchialbaum der amnioten Wirbelthiere nach einem und demselben einheitlichen Entwicklungsplan gebaut erscheint, und das hat ja auch, da die Lungen aller Wirbelthiere homologe Organe sind, nichts Befremdendes.

Nirgends handelt es sich, wie man früher irrthümlicher Weise allgemein annehmen zu müssen glaubte, um eine dichotomische Theilung des Bronchialbaumes, sondern stets zieht sich, wie oben schon erwähnt, eine fast geradlinige Fortsetzung des aus der Trachea entspringenden Bronchus jeder Seite in Form des sogenannten **Stammbronchus** durch die ganze Lunge bis zu ihrem Hinterende hindurch (Fig. 509, **A**).

Auf diesem Wege entspringen aus ihm von Stelle zu Stelle Seitenbronchen und diese lassen sich, auf Grund der den Stammbronchus in seinem oberen Abschnitt kreuzenden Lungenarterie, bei Säugethieren in zwei Systeme sondern. Das eine liegt hier oberhalb, das andere unterhalb jener Arterie (**eparterielles** und **hyparterielles Bronchialsystem**). Ersteres besteht nur aus einer einzigen Längsreihe von Seitenbronchen, letzteres aber constant aus zwei. Zwischen den Ursprüngen der beiderseitigen Wurzeln des hyparteriellen Systems zieht die Arteria pulmonalis herab, während die gleichnamige Vene an der Ventralseite des Stammbronchus verläuft (Fig. 506, *Ap*).

Inwieweit diese Beziehungen des Bronchialsystems zu den grossen Blutbahnen auch schon bei Reptilien und Vögeln existiren, müssen weitere Untersuchungen lehren. Die Vögel zumal zeigen in ihrem

Respirationsapparat viele eigenartige Verhältnisse. Dahin gehören die Anheftung der Lunge an die dorsale Thoraxwand, die Organisation des Diaphragmas, die feineren Strukturverhältnisse des Lungengewebes sowie das Hinzukommen von Luftsäcken, die, im Gegensatz zu den eine starke Oberflächenvergrösserung und Vascularisation zeigenden Lungen, glattwandig sind [Weiterbildung von Verhältnissen, die schon bei Reptilien (siehe oben den Respirationsapparat der Chamaeleoniden) Sauriern, Schlangen, Cheloniern angebahnt sind]. Es handelt sich hier, wie dies die Arbeiten von Sappey und Strasser zur Genüge dargethan haben, um eine im Sinne einer Arbeitstheilung eingetretene hohe Differenzirung des ganzen Apparates, der dadurch, neben dem eigentlichen Respirationsgeschäft noch mit anderen, für die Oeconomie des Vogelkörpers hochwichtigen neuen Functionen betraut wird. Aus diesem Grunde lässt der Respirations-Apparat der Vögel eine gesonderte Betrachtung gerechtfertigt erscheinen.

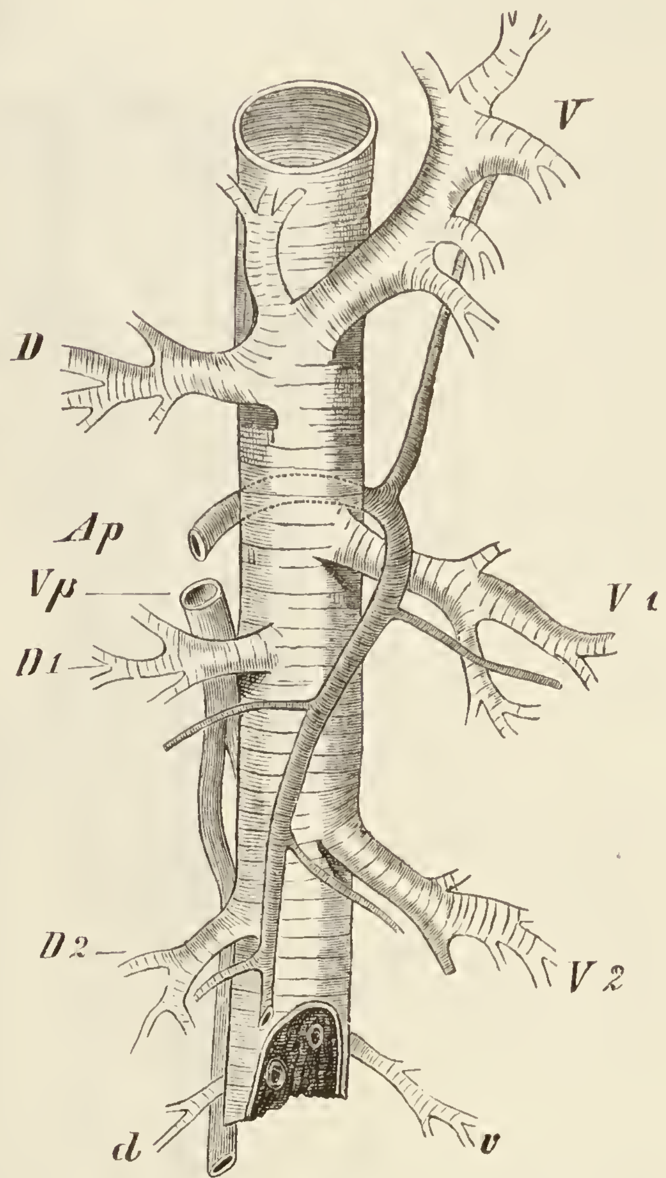


Fig. 506. Halbschematische Darstellung der Verzweigung des Bronchialbaumes. (Nach Aeby.)

V, *V*¹, *V*² ventrale, *D*, *D*¹, *D*² dorsale Seitenbronchen, *V* und *D* im eparteriellen Gebiete zu einheitlichem Stamme vereinigt, im hyparteriellen getrennt, *v* ventraler, *d* dorsaler Nebenbronchus, *Ap* und *Vp* Arteria und Vena pulmonalis.

d) Lungen und Luftsäcke der Vögel nach H. Strasser.

Was zunächst die Vertheilung der Eingeweide betrifft, so sind Herz, Magen, Leber und Darm auf die medialen Abschnitte der Rumpfhöhle zusammengedrängt (Fig. 507, *H, M, rL, lL, D*), ferner erscheint die Herzbasis ventralwärts vom Sternum und dorsalwarts vom Oesophagus (*Oe*), der Trachea (*T*) und den Lungen (*Lg*, *Lg*¹) mehr oder weniger weit abgehoben. Die letztgenannten Organe liegen, ebenso wie die Nieren, der dorsalen Rumpfwand enge angeschmiegt; dabei sind sie in die von der Brustwirbelsäule einer- und den Rippen andrerseits gebildete Nische tief eingelassen, so dass sie von den Rippen Einschnitte erhalten. Die ventrale Lungenfläche hat zwei Flächen, welche am Lungen-Hilus in einer queren, sehr stumpfen Kante zusammenstossen. Die hintere Facette ist mit der Aponeurose des eigentlichen Zwerchfells fest verbunden und diese Aponeurose steht am äusseren Lungenrand mit einer wechselnden Zahl von Muskelzacken, welche von weiter hinten und sternalwärts gelegenen Punkten der ein-

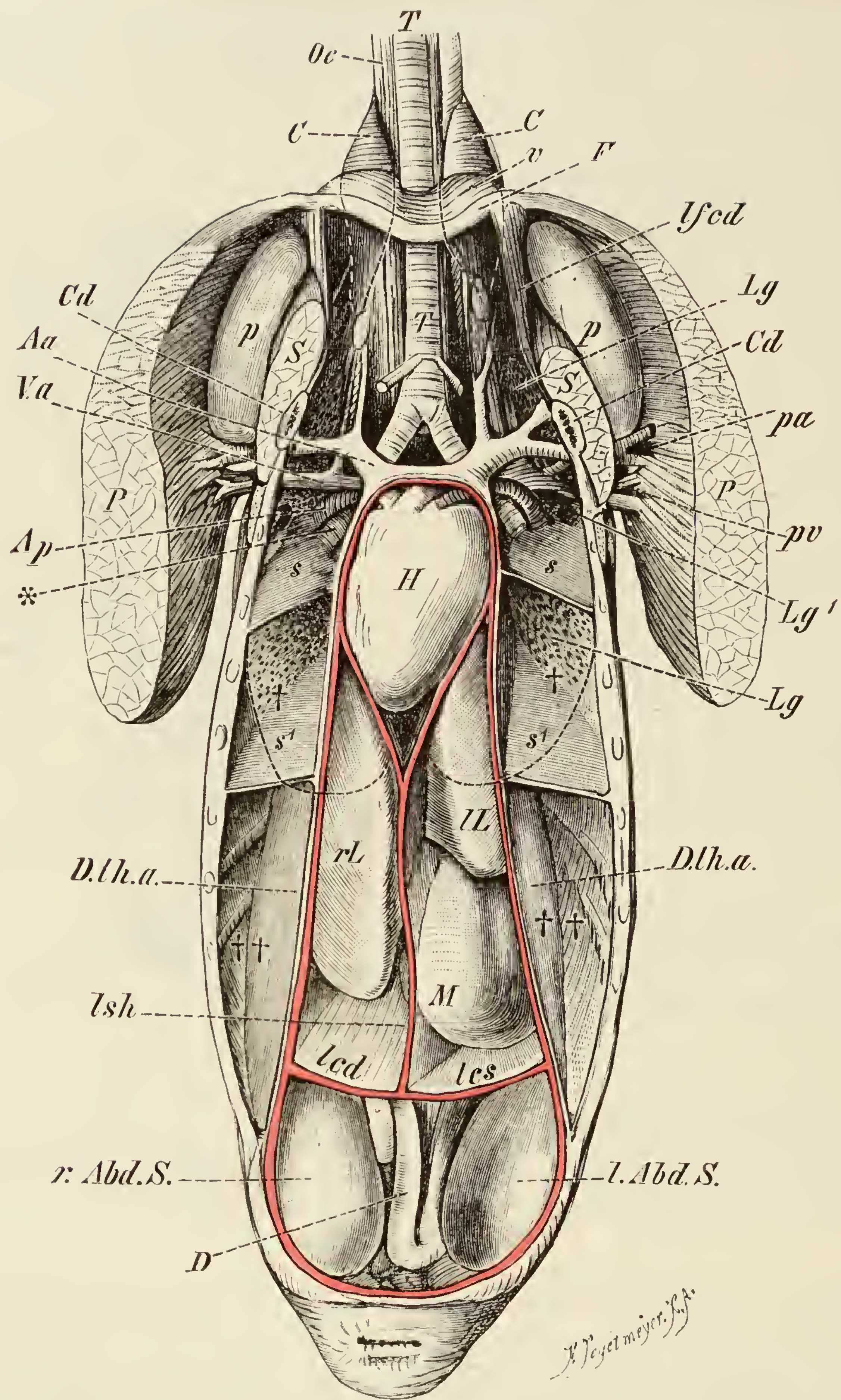


Fig. 507. Rumpfeingeweide und Luftsäcke einer Ente, nach Entfernung der ventralen Rumpfwand. Nach einer Originalzeichnung von H. Strasser.

T Trachea, *Oe* Oesophagus, *H* Herz im Herzbeutel, *rL*, *lL* Rechter und linker Leberlappen, *lsh* Ligamentum suspensorium hepatis, *lcd*, *lcs* Ligamentum coronarium hepatis dextrum und sinistrum, *D* Darm, *P* Grosser Brustmuskel, *pa* Arterie —, *pv* Vene desselben, *S* Musculus subclavius, *Cd* Coracoid, *F* Furcula, *lfcd* Ligamentum coraco-furcularis, *Lg* Lg^1 Lunge, *r.Abd.S*, *l.Abd.S.* Rechter und linker Abdominalsack, *D.th.a* das fibröse Diaphragma thoracico-abdominale, † † hinterer diaphragmatischer Luftsack, † vorderer diaphragmatischer Luftraum, s^1, s^1 Scheidewand zwischen denselben, *s*, *s* Scheidewand zwischen den vorderen diaphragmat. Luftsäcken und dem im vordersten Theil des Thorax gelegenen, unpaaren Supracoracoidalsack, *V* Vorderes Wandstück des letzteren, *p* Pectoraltasche zwischen Coracoid, Scapula und den vordersten Rippen mit dem Supracoracoidal-Raum communicirend, *C*, *C* Cervicalsack, * Eintritt des Trachealastes in die Lunge, *Ap* Arteria pulmonalis, *Aa*, *Va* Arteria und Vena anonyma mit ihren Aesten.

Roth: Schnittlinien des Pericardes und Peritoneums.

zelnen Rippen entspringen und von den Intercostalnerven versorgt werden [1]), im Zusammenhang (Fig. 508).

Aus dieser im Obigen skizzirten Anordnung der Eingeweide folgt, dass dieselben die Rumpfhöhle bei weitem nicht ausfüllen, sondern dass eine Anzahl von typisch angeordneten Hohlräumen übrig bleibt und diese werden, wie gleich zu zeigen sein wird, von den **Luftsäcken** eingenommen.

Zuvor aber muss noch einer straffen Fascie Erwähnung geschehen [2]), die sich von den Seiten des Pericards an Leber, Magen und Oesophagus vorbei, in wesentlich sagittaler Ebene auf dem kürzesten Wege zur Rumpfwand und der Brustwirbelsäule ausspannt (Fig. 507, *D.th.a.*). Dadurch wird ein medialer Bezirk der Rumpfhöhle abgespalten und in diesen kommen, abgesehen von den früher schon erwähnten Eingeweiden (Herz, Leber etc.), nur noch die beiden abdominalen Luftsäcke („posterior air-sacs, Huxley), ein rechter und linker (Fig. 507, *r. Abd.S.*, *l. Abd.S.*) zu liegen, das Volum derselben wird aber selbstverständlich kein constantes, sondern von den jeweiligen Füllungszuständen der Gedärme abhängig sein. Dorsalwärts fixirt sich ihre äusserst zarte Wandung an das fibröse Diaphragma und die Bauchwand und von hier aus erstrecken sich Divertikel zwischen Niere und Leibeswand und in diese selbst hinein, sowie hinaus zwischen die Muskeln der Hüfte [3]).

Die übrigen Rumpfluftsäcke liegen nach aussen von dem fibrösen Diaphragma, zwischen ihm und der Herzbasis einer- und der Rumpfwand andrerseits. Ihr Volum wird wesentlich nur durch die Stellungsänderungen der Thoraxwand und des eigentlichen Zwerchfells beeinflusst. Ihre Wandungen sind an die umgebenden Organe fixirt oder legen sich unter Bildung von straffen Scheidewänden oder Falten aneinander.

Diese Lufträume, welche man als thoracale den abdominalen Säcken gegenüber stellen kann, zerfallen jederseits in zwei Gebiete, in ein vorderes und ein hinteres. Auf der Grenze zwischen beiden liegt der Lungen-Hilus. Das hintere Gebiet besteht wieder aus zwei Kammern, die passend als vorderer und hinterer diaphragmatischer Luftsack (anterior and posterior immediate sac, Huxley) bezeichnet werden (Fig. 507, † und ††). Die einfachsten und constantesten Verhältnisse zeigt der hintere diaphragmatische Luftsack, welcher am hintersten Theil der Lunge liegt, ohne ihren Hilus zu erreichen und ohne mit Nachbarräumen in Verbindung zu stehen [4]). Der

---

1) Ein Nervus phrenicus fehlt.

2) Fibröses Diaphragma, (Diaphragma thoraco-abdominale, Sappey; oblique septum, Huxley. Nach letzterem Autor soll dieses Diaphragma bei der Ente eine Zone mit glatten Muskelfasern besitzen.

3) Abgesehen hiervon ist der Verlauf des Peritoneums der Vögel besonders dadurch complicirt, dass das Ligamentum suspensorium hepatis sich auch noch vom Ligamentum gastro-hepaticum und von der ventralen Magenperipherie zur ventralen Bauchwand ausspannt (Fig. 507, *lsh*) und dass in frontaler Ebene eine Verbindung der Leber und des Magens mit dem fibrösen Diaphragma und der ventralen Bauchwand zu Stande kommt, dass sich also die beiden Ligamenta coronaria hepatis gleichsam von der Leber auch noch auf den Magen fortsetzen, an seinem hinteren Rand in einander übergehen und mit dem Ligamentum suspensorium zusammenstossen (Fig. 507 *lcd*, *lcs*). So werden zwei Abschnitte der Peritonealspalte unten an Leber und Magen gänzlich von einander und von dem Rest des Peritonealspaltes abgetrennt.

4) Seine Vorderwand (Fig. 507 bei s^1 s^1) entspricht nach Huxley der Ursprungshöhe der Art. coeliaca.

vordere diaphragmatische Luftsack communicirt in der Regel[1]) dorsal vom Lungenstiel mit den vor dem Hilus pulmonis gelegenen Lufträumen an der Theilung der Trachea, welche übrigens auch ventral vom Lungenstiel mit den hinteren thoracalen Räumen in Verbindung stehen können (Passeres, Sula, Cacadu); bei andern (Taube, Huhn, Ente, Gans, Ardea, Cathartes, Rhea) schiebt sich ein Septum dazwischen (Fig, 507, bei *s, s.*)

Was das vor dem Lungen-Hilus liegende Gebiet der thoracalen Lufträume betrifft, so findet sich regelmässig jederseits ein für sich abgeschlossener Luftsack vorn an der Lungenspitze neben Oesophagus und Wirbelsäule, der sich in die Muskulatur und das Skelet des Halses mehr oder weniger weit fortsetzt (Fig. 508, *C, C* und Fig. 509, bei *c*, wo man seine Communication mit dem später zu erwähnenden I. Bronchus divergens deutlich erkennt). Er führt den Namen Cervicalsack (Praebronchial sacs, Huxley).

In seltenen Fällen ist der Raum vor der Herzbasis an der Gabelung der Trachea von den benachbarten vorderen Thoracalräumen abgetrennt und man kann dann von einer Bursa trachealis sprechen, über deren Communication mit dem vorderen diaphragmatischen Luftsack früher schon die Rede war.

Der übrig bleibende Hauptraum im vorderen Theil des Thorax, der also von dem Cervicalsack, von der Trachealtheilung, beziehungsweise von der hier liegenden Bursa trachealis und endlich von der Herzbasis begrenzt wird, kann als Supracoracoidalsack bezeichnet werden. Er ist meist unpaar, indem die Trachea von der Furcula frei abgehoben ist[2]). Mit ihm communiciren weitere Lufträume, die zwischen Pericard und Sternnm liegen, sowie die ausserhalb des Thorax, zwischen den Schultermuskeln liegenden Räume („Pectoraltasche“ Fig. 507 bei *p, p*)[3]).

Ich wende mich nun zur Betrachtung der Lungen-Architectur, die zu den Luftsäcken in allernächster Beziehung steht. Erst nachdem diese erörtert sein wird, soll die Beantwortung der Frage nach der Genese und physiologischen Bedeutung der Luftsäcke in Angriff genommen werden.

In jeder Lunge unterscheidet man einen Hauptbronchus (primärer Bronchus), der auf der Fig. 508 in seiner ganzen Länge aufgeschnitten dargestellt ist. Er läuft vom Hilus pulmonis aus, nahe der ventralen Lungenoberfläche, doch rings von Lungenparenchym umgeben, bis zur hinteren, äusseren Ecke der Lunge und mündet dort in der Regel direkt in den Abdominalsack aus (Fig. 508, bei *au*).

Von diesem Hauptbronchus zweigt sich vor seinem Ende ein äusserer, ventraler Seitenbronchus ab, der jenen oft an Stärke übertrifft und der, nachdem er den äusseren Lungenrand erreicht, sich durch eine oder zwei (Passeres) sogenannte Infundibula in den hinteren diaphragmatischen Luftsack öffnet (Fig. 508 bei *b*, b^1). Letzterer steht also dadurch mit dem Hauptbronchus in allernächster Verbindung.

---

1) Bei Gänsen und Enten fehlt diese Verbindung.

2) Eine mediane Scheidewand besteht hier bei Rhea und auch bei Apteryx (nach Huxley.) Bei letzterem sind die praebronchialen, sowie die paarig vorhandenen subbronchialen (supracoracoidealen) Säcke nur klein und dies gilt auch für die abdominalen, welche sich hier über das fibröse Diaphragma nicht hinauserstrecken.

3) Durch den supracoracoidealen Luftsack ziehen Muskeln und Gefässe entweder frei, oder in Scheiden und Falten eingeschlossen, dahin.

Vier bis sechs weitere Seitenbronchi, welche wegen ihrer fächerförmigen Ausbreitung an der ventralen Lungenfläche als Bronchi divergentes (Sappey) oder als Bronchi ventrales superficiales bezeichnet werden können, entspringen aus dem Anfangsstück des intrapulmonalen Hauptbronchus (Fig. 508 bei I—IV). Der erste von diesen wendet sich direkt nach vorne, nimmt unter Erzeugung von inneren, äusseren und vorderen Zweigen die ganze, vor dem Hilus liegende ventrale Lungenoberfläche in Beschlag und öffnet sich, wie oben schon erwähnt, in den Cervicalsack (Fig. 508 bei *c*).

Die übrigen Bronchi divergentes breiten sich an der inneren und hinteren, ventralen Lungenfläche aus.

Ihre Anfänge schieben sich zwischen den Venenästen [1]) einwärts durch, während ein aus dem zweiten und manchmal auch noch aus dem dritten Bronchus divergens entspringender äusserer Ast zwischen den Arterienzweigen hindurch lateralwärts der Lungenoberfläche zustrebt.

Fast ausnahmslos findet sich in der Wand des III. Bronchus divergens, da, wo sie zuerst die Lungenoberfläche erreicht, eine grosse,

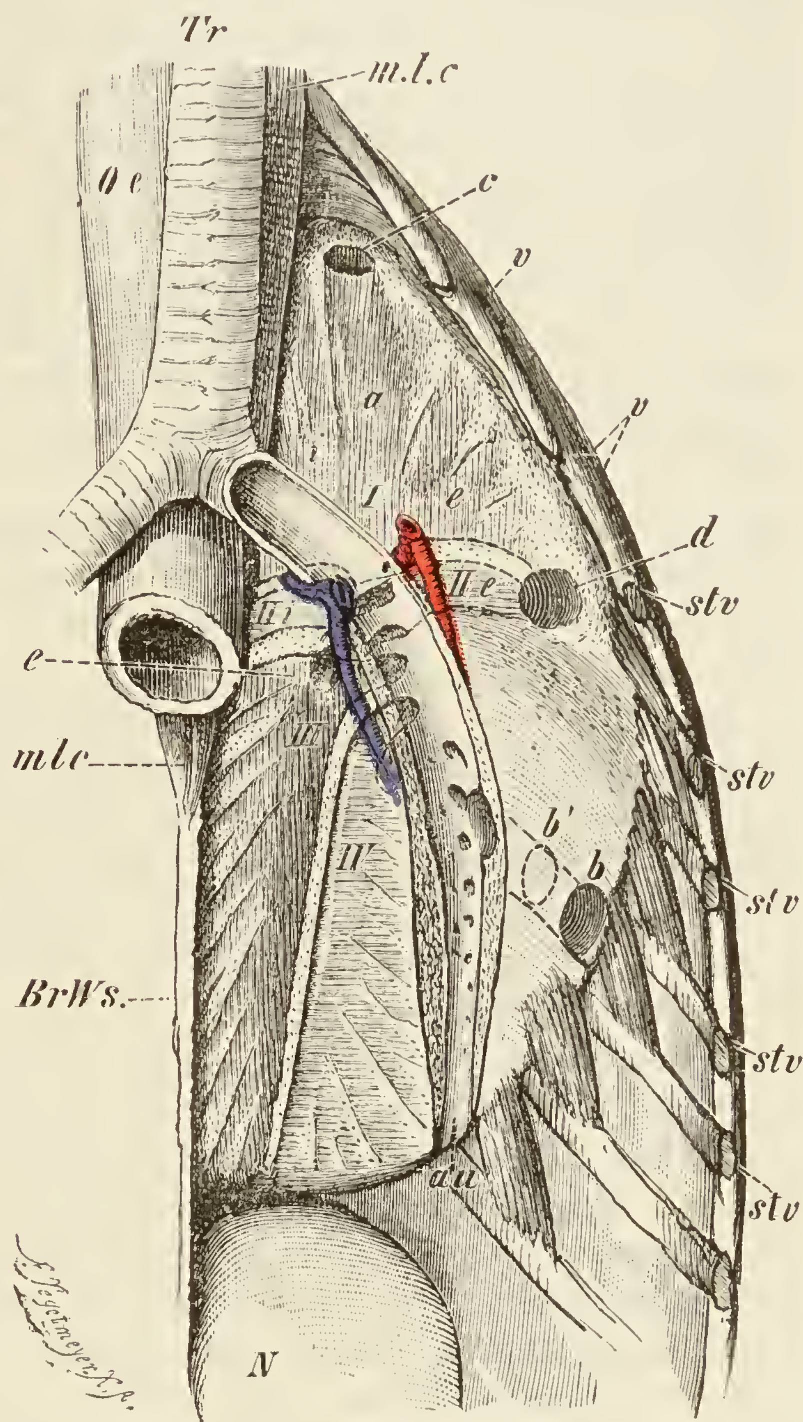


Fig 508. Linke Lunge einer Ente in Situ. Nach einer Originalzeichnung von H. Strasser.

Der Hauptbronchus ist eröffnet; innen von demselben liegt die Vena-, aussen die Arteria pulmonalis.

Oe Oesophagus, *m.l.c* Musc. longus colli, *BrWs* Brustwirbelsäule, *v*, *v* Enden freier Vertebralrippen, *stv*, *stv*, Durchschnitte von Rippen, welche mit dem Sternum verbunden sind, *N* Niere, *Tr* Trachea, *I* Erster Bronchus divergens, *C* dessen Communications-Oeffnung („Infundibulum") mit dem Cervicalsack, *i*, *a*, *e* dessen innerer, vorderer und äusserer Ast, *II i*, *II e* Innerer und äusserer Ast des zweiten Bronchus divergens. Das Ende von *II e* öffnet sich bei *d* in den Supracoracoidalsack, *III* Dritter Bronchus divergens mit der Oeffnung *e* für den vorderen diaphragmatischen Luftsack, *IV* Vierter Bronchus divergens, *au* Mündung des Hauptbronchus in den Abdominalsack, *b* Mündung des äusseren ventralen Seitenbronchus in den hinteren diaphragmatischen Sack, b^1 zweite, mehr mediane Mündung (Passeres). Man beachte die Zwerchfellgrenzen am äusseren Lungenrande.

1) Die Lungenvene dringt einwärts und etwas nach hinten von dem Hauptbronchus in die Lunge ein, die Arterie aber nach vorne und aussen von ihm, nachdem sie an der Ventralseite desselben vorübergegangen ist. Nur wenige kleinere Arterien- und Venenäste zum hinteren, äusseren Rand der Lunge gesellen sich auswärts vom Hauptbronchus zu einander, die übrigen thun es an der inneren und dorsalen Seite (Fig. 508).

runde Oeffnung zur Ventilation des vorderen diaphragmatischen Luftsackes und der mit demselben zusammenhängenden vorderen Räume (Fig. 508 bei *e*). Daneben existiren mitunter noch accessorische Oeffnungen, nach aussen vom Lungen-Hilus, so z. B. die Hauptcommunications-Oeffnung für den Supracoracoidalsack, wenn derselbe von dem vorderen diaphragmatischen Sack getrennt ist [Ende des äusseren Astes des I. Bronchus divergens bei Rhea; des II. Br. divergens bei der Ente (Fig. 508 bei *II. e. d.*)]; doch kann ein abgetrennter Supracoracoidalsack auch durch eine Oeffnung am inneren Ast des II. Bronchus divergens ventilirt sein (Cacadu), oder durch eine solche an der Unterwand des I. Bronchus divergens (Sula, Cathartes), oder sogar durch eine Lücke in dem häutigen Theil eines Trachealastes.

Die bis jetzt betrachteten Seitenbronchi breiten sich oberflächlich an der ventralen und weiterhin z. Th. auch an der medialen Lungenfläche aus, nun existirt aber auch eine grössere, wechselnde Zahl von Bronchen, welche, wie dies ein Blick auf die Fig. 508 beweist, auf der dorsalen Seite des Hauptbronchus, nach hinten von den Bronchi divergentes, in einer doppelten Längsreihe entspringen und von hier aus zur Dorsalseite der Lunge und an derselben entlang vornehmlich nach innen laufen.

Sowohl aus den Bronchi divergentes, als auch aus den Bronchi dorsales entspringen zahlreiche Bronchien dritter Ordnung, die sogenannten Lungenpfeifen (Parabronchia, Huxley), welche schaarenweise parallel neben einander laufen und vielfach in offener, anastomotischer Verbindung mit einander stehen. Die Hauptmasse ihrer Wand bildet das eigentliche respiratorische Parenchym der Lunge und ist im Wesentlichen nichts anderes als ein dichtes regelmässiges, nach 3 Dimensionen ausgebreitetes Capillargefässnetz, zwischen dessen Balken ein ebenfalls netzförmiges Luftcanalsystem Platz findet (intercapillare Luftbahnen). Die Arterien- und Venenstämmchen verlaufen peripher zwischen den benachbarten Lungenpfeifen, doch hängen letztere vielerorts mit ihrem Parenchym seitlich zusammen. Nach dem Lumen des Parabronchus hin stellen sich die Luftbahnen mehr und mehr radiär und bilden, indem sie gruppenweise sich vereinigen, trichterförmig sich erweiternde Gänge, welche in das axiale Lumen der Lungenpfeife einmünden.

Die sie trennenden Septen springen als Netzfalten (mit glatten Muskelfasern) ins Lumen des Parabronchus vor. Auch grössere Ringfalten können auftreten. Im Allgemeinen sind die Blut-Capillaren des Parenchyms fast nackt und ringsum von Luft umspült[1]).

1) Es ist wahrscheinlich, dass in Folge der respiratorischen Formveränderungen der Lunge selbst die Luft aus dem Lungenparenchym in die Seitenbronchi oder den Hauptbronchus selbst geschafft wird und umgekehrt, dass aber die Volumsveränderungen der Luftsäcke (namentlich der hinteren) die Durchlüftung der grösseren Seitengänge und des Hauptbronchus übernimmt.

Aus den geschilderten Verhältnissen der Structur, Art der Ventilation ergiebt sich, dass die zum Aufbau der Vogellunge verwendete Gewebsmasse, sowohl was die Blutgefässe, als was das Stützgewebe betrifft, im Verhältniss zur respirirenden Fläche relativ gering sein kann.

Ich wende mich nun zur Entwicklung und physiologischen Bedeutung der Luftsäcke.

In früher embryonaler Zeit entstehen zartwandige, hohle Aussackungen an bestimmten Stellen des Lungenbläschens, welche sehr rasch heranwachsen und die eigentliche Lunge an Volum bald weit übertreffen, so dass sie, wie früher schon erwähnt, sämmtliche Eingeweide der Brust und des Bauches umgeben [1]).

Die Luftsäcke, die das ganze Leben hindurch mit dem respiratorischen Canalsystem des eigentlichen Lungenparenchyms in offener Communication stehen, sind in ihrer Gestalt und Ausdehnung durchaus abhängig von ihrer Umgebung. Sie verhalten sich also dieser gegenüber rein passiv, insofern sie nichts anderes darstellen als interstitielle, von der zarten Luftsackmembran ausgekleidete Räume. Die Sackmembran selbst besteht aus einer spärlichen, nur schwach vascularisirten Bindegewebsschicht, mit einer inneren Auskleidung von Plattenepithelien.

Die Luftsäcke beschränken sich aber nicht nur auf den Leibesraum, bohren sich also nicht nur zwischen die Contenta desselben ein, sondern überschreiten denselben und kommen in den Bereich der Muskulatur, des Skeletes und der Haut zu liegen. Wo die umgebenden Organe von einander abrücken, oder wo eine interstitielle Fettlage oder Gallertgewebe zu schwinden beginnt, oder endlich, wo es sich um Bewegungseinflüsse (Gelenkbeugen, Verschiebungen der Haut) handelt, in allen diesen Fällen findet der Luftsack Gelegenheit, sich auszudehnen und in die so oder so erschlossenen Räume nachzudringen [2]).

Der Vogelkörper ist also an vielen Stellen durch eigenthümliche Wachsthumsverhältnisse ausgezeichnet, welche dazu führen, dass die geformten Theile unter Bildung von Interstitien auseinanderrücken. Diese Besonderheit erscheint fast überall nur deswegen als eine für den Kampf ums Dasein vortheilhafte Einrichtung, weil die Möglichkeit der sofortigen oder nachträglichen Ausfüllung der Interstitien durch Luft gegeben ist.

Von besonderem Interesse ist die Pneumatisation der Knochen. Die betreffenden, kleinen, bald vereinzelt, bald in Gruppen zusammenliegenden Oeffnungen liegen fast ausnahmslos an concaven Stellen der Knochenoberfläche und zwar an mechanisch weniger beanspruchten Punkten der Corticalis. Sie entstehen nicht als das Resultat einer activen Einwirkung des Luftsackes, sondern durch die gewöhnlichen, beim Knochenwachsthume thätigen Vorgänge, so dass die Veränderung in der Anordnung der Knochen-

---

1) Beim Hühnchen ist dies schon vor dem Ausschlüpfen der Fall (Selenka).

2) So dringt die Luftsackmembran bei eben ausgeschlüpften Hühnchen schon in die Spalte zwischen den beiden Coracobrachialmuskeln hinaus gegen den M. pectoralis; eine Woche später findet sich unter diesem Muskel schon eine deutliche Ampulle. Bei den meisten Vögeln erreicht die Luftsackmembran schliesslich die Haut der Achselhöhle oder dringt doch bis zum Rand des M. pectoralis, ferner am ventralen Beckenrand vorbei unter die zunächst dem Hüftgelenk liegenden Muskeln und an der Halswirbelsäule eine Strecke weit nach vorne. Ja, die Muskeln selbst können pneumatisch werden, d. h. der Luftsack kann zwischen die Faserbündel eines und desselben Muskels eindringen, so z. B. in den Ursprung des Pectoralis bei Mycteria senegalensis (Strasser).

substanz der Veränderung der regulirenden mechanischen Einflüsse entspricht.

Dabei handelt es sich um ein Auseinanderrücken der die Stützfunction übernehmenden Corticaliselemente und um einen Schwund der dazwischen gelegenen Theile, deren Entlastung unter allen Umständen erst durch das Herantreten des Luftsackes in grösserer Ausdehnung eine vollständige werden kann. Jenes Auseinanderrücken kann z. Th. mit einem Auseinanderrücken der durch Lufträume getrennten Muskeln, Sehnen und Bänder zusammenhängen, z. Th. durch eine besondere, aus irgend welcher Ursache entpringende Tendenz des Knochens zu expansivem Wachsthum veranlasst sein.

Unter allen Umständen vollzieht sich die Pneumatisation der Knochen erst, wenn das Knochenmark den grössten Theil seiner Bedeutung für die Knochenbildung eingebüsst hat. Sein Schwund findet unter eigenthümlichen Erscheinungen statt, oft fast im ganzen Bereich der Markhöhlen (Wildermuth).

Gewöhnlich werden Humerus, Sternum, Coracoid, Becken, ein Theil der Wirbelsäule und der Rippen, häufig auch noch das Femur, seltener schon das Schulterblatt und die Furcula pneumatisch. Immerhin gibt es eine ganze Anzahl von Arten, bei welchen die Pneumaticität des Skelets einen noch viel höheren Grad erreicht und damit einhergehend auch die Pneumaticität der Weichtheile: dann erstrecken sich die Luftsäcke inner- und ausserhalb des Knochens bis zu den äussersten Phalangen der Hand, ja sogar des Fusses, ans vordere und hintere Ende der Wirbelsäule, und in grosser Ausdehnung unter die Körperhaut und zwischen die Federwurzeln [1]).

Ein zweites System von Lufträumen entwickelt sich von der Nasenrachenhöhle (resp. ihren Seitenräumen: Tuba Eustachii, Paukenhöhle) aus in die Knochen des Schädels.

Was nun die Bedeutung der Luftsäcke für die Respiration betrifft, so kann sie, was die zuerst entstandenen, in der Nachbarschaft der Lunge gelegenen und allen Vögeln zukommenden Rumpfluftsäcke anbelangt, keinem Zweifel unterliegen. Ja, letztere sind geradezu als integrirende Bestandtheile des Athmungsapparates aufzufassen. Die hohe Bedeutung jener Luftsäcke liegt vor allem darin, dass durch ihre Volumveränderung, wenn auch nicht die ganze Ventilation (Sappey, Campana) der Lunge, so doch diejenigen der grösseren Bronchien besorgt wird. Die Folge davon ist, dass das eigentliche Lungenparenchym nur geringe Verschiebungen zu erfahren hat und so die denkbar günstigste Organisation besitzt (Arbeitstheilung). Die Ausweitung des Rumpfes und der Rumpfluftsäcke musste also bis zu einer gewissen Grenze mit einer Verbesserung des Respirationsapparates gleichbedeutend sein. Möglicherweise war auch der Vortheil, den sie für das Schwimmen auf dem Wasser mit sich brachte, von einiger Wichtigkeit.

Eine noch weiter nach der Peripherie, d. h. über den Rumpf hinaus fortschreitende Luftsackausdehnung stand zur Respiration sicherlich in keiner Beziehung mehr, denn es war kaum nöthig oder öconomisch, oder möglich, auf solche Weise das Ventilationsvermögen des Respira-

---

1) Als Beispiel dafür dienen Sula bassana, Vulturiden, Pelecanus, Cygnus, Chauna, Marabu und die Buceroniden.

tions-Apparates weiter zu verbessern; ein erheblicher, respiratorischer Gasaustausch aber könnte auch bei reichlicher Vascularisation der Luftsackmembran in die schlecht ventilirten Aussenräume kaum je stattfinden. Wohl aber lässt sich eine solche Ausbreitung der Pneumaticität, ja vielleicht auch die letzte Ausweitung der Rumpfhöhlen mit der Ausbildung der Flugorgane in Zusammenhang bringen.

Eine Ausweitung der vorderen Brustgegend, d. h. des vom Schultergürtel umspannten Raumes, war jedenfalls eine günstige Vorbedingung und Begleiterscheinung für die Weiterentwicklung der vorderen Extremität, ihrer Hautfalten und ihrer Muskeln. Es war dadurch die Möglichkeit für ein Auseinanderrücken der Theile, für eine stärkere Entfaltung des Skelets und für die Gewinnung grösserer Ursprungsflächen der Muskulatur gegeben, ohne dass damit eine erhebliche Gewichtszunahme dieser Theile selbst, sowie des ganzen Rumpfes Hand in Hand zu gehen brauchte. Kurz der Vortheil für das Fluggeschäft durch stetig fortschreitende Vergrösserung der Flugflächen und durch Gewinnung neuer Kraftmittel liegt auf der Hand.

Der Nutzen der Pneumatisation des Vogelkörpers beruht also nicht einfach auf der Verminderung des absoluten Gewichtes des Thieres durch die Knochenpneumaticität (Ersatz von Knochenmark etc. durch Luft, Ersparniss an Knochensubstanz durch zweckmässigeren Verlauf der Zug- und Druckbalken). Auch die Lufträume zwischen den Muskeln und im Innern des Rumpfes sind für den Flug von Bedeutung[1]).

Der früher allgemein angenommene Satz, dass die Pneumaticität der Knochen durch Erleichterung des ganzen Skeletes zur Erleichterung des Fluges diene, lässt sich nicht mehr in dieser Form aufrecht erhalten, seitdem man weiss, dass ausgezeichnete Flieger, wie die Sterna, keine, oder, wie die Möven, fast gar keine lufthohlen Knochen haben, während die nicht fliegenden Ratiten in ausgiebigster Weise damit ausgerüstet sind. Somit ist die Knochenpneumaticität (man denke auch an die Chiropteren) überhaupt keine unter allen Umständen wesentliche Bedingung des Flugvermögens, wenn damit auch nicht geleugnet werden soll, dass sie — und ich habe dabei namentlich die grösseren Flieger im Auge — von Vortheil dafür werden kann. Dabei wird es sich in erster Linie um eine Verminderung der Eigenschwere des Flügels handeln und ebenso muss natürlich jede Verminderung des Gesammtgewichtes die Flugarbeit vermindern.

Etwas Eigenartiges, nur fliegenden Thieren oder nur der Classe der Vögel Zukommendes, liegt in der Einrichtung der Knochenpneumaticität überhaupt nicht. So haben die Untersuchungen Marsh's über die z. gr. Th. gigantischen Dinosaurier Amerikas gezeigt, dass auch unter ihnen lufthohle Knochen allgemein verbreitet waren. Auch die Sinus frontales, sphenoidales etc. der Säugethiere gehören hierher. Hier wie dort handelt es sich offenbar in erster Linie um eine Ersparniss an Material (Strasser).

Ich habe auf jene lufthohlen Räume bei Besprechung des Schädelskelets und des Geruchsorgans schon früher aufmerksam gemacht und will hier nur noch erwähnen, dass jene Hohlräume besonders stark bei Marsupialiern entwickelt sind; so z. B. in allen jenen Schädelknochen,

1) Es ist von Interesse, dass die Knochen der neuseeländischen Moa's ungleich solider, d. h. weniger lufthohl waren, als die der heutigen Ratiten.
Die Knochen von Archaeopteryx waren solid.

welche, wie bei Vögeln und Crocodiliern, mit der Paukenhöhle communiciren. Dahin gehört das Alisphenoid, das Squamosum und das Mastoideum. Auch das Os occipitale ist zum grössten Theil pneumatisch.

Zu ganz excessiver Entfaltung gedeihen die lufthohlen Räume bei Anthropoiden. Die Sinus frontales sind stark entwickelt und ausser den, auch dem Menschen zukommenden Sinus maxillares und sphenoidales finden sich auch noch Lufträume in den Processus pterygoidei und in den Alae magnae des Keilbeines. Eine im Jochbein liegende Höhle communicirt mit der Highmorshöhle.

Im Gegensatz zu diesem spongiösen Knochencharacter besitzen die Sirenen unter allen Mammalia die compacteste Knochensubstanz.

e) SÄUGER.

Hier tritt durchweg das eparterielle Bronchialsystem (cfr. pag. 653) durch seine ungleich geringere Entwicklung hinter das hyp-

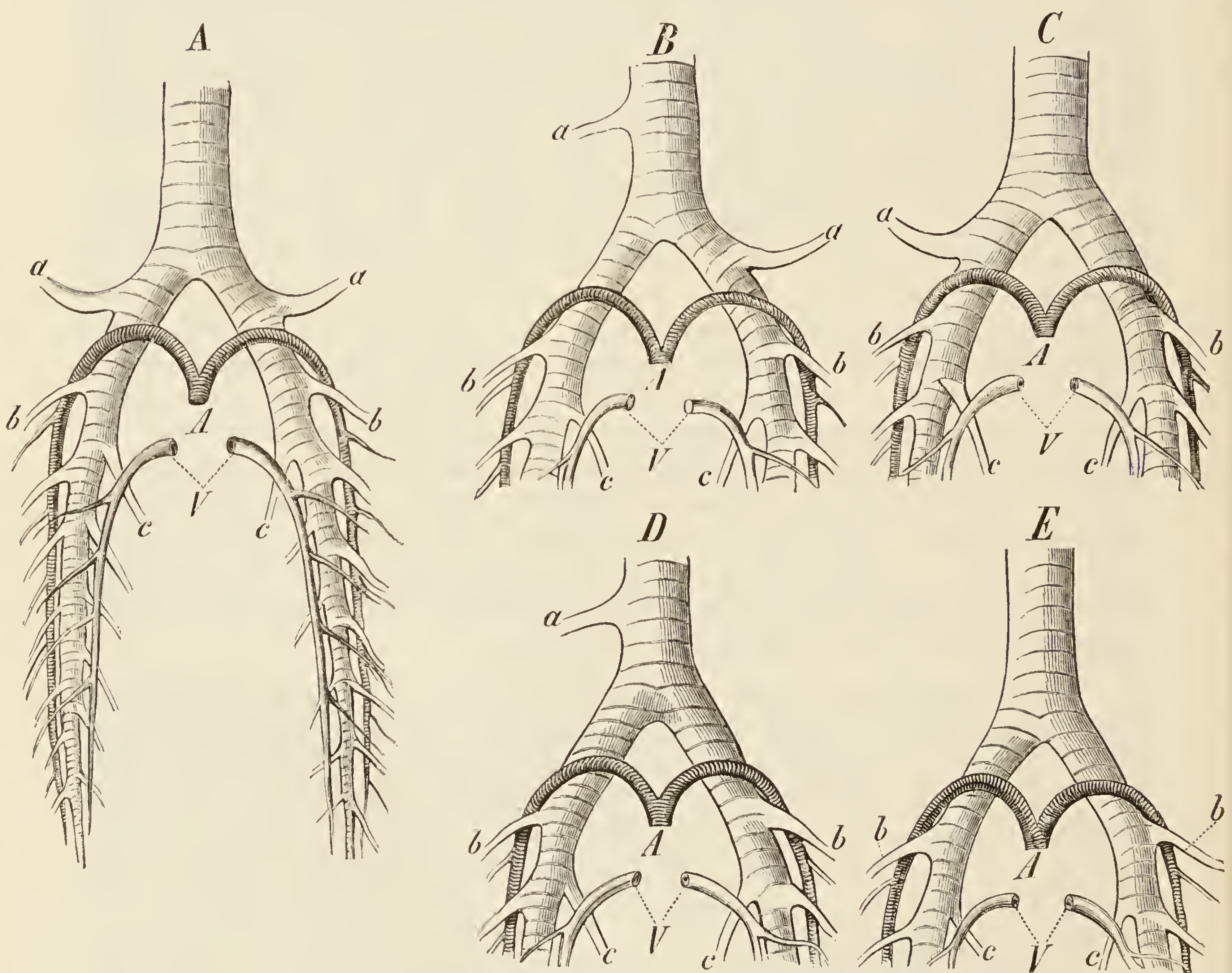


Fig. 509. Schematische Darstellung des Bronchialbaumes verschiedener Säugethiere. Nach Aeby. Nur die Figur *A* ist ganz ausgeführt, die übrigen lassen sich aber leicht danach ergänzen.

Bei *A* handelt es sich um einen beiderseitigen bronchialen, eparteriellen Bronchus, bei *B* um einen links bronchialen, rechts trachealen-, bei *C* um einen rechtsseitigen bronchialen-, bei *D* um einen rechtsseitigen trachealen-, bei *E* endlich um gar keinen eparteriellen Bronchus, *aa* eparterieller Bronchus, *b* Reihe der hyparteriellen Ventral-, *c* der hyparteriellen Dorsalbronchien. *A* und *V* Arteria und Vena pulmonalis.

arterielle zurück. Im günstigsten Fall ist das erstere nur noch durch einen Bronchus bei beiden Lungen repräsentirt (Fig. 509, **A**). Dabei kann der stets einwurzelige eparterielle Bronchus [1]), bei ein- wie bei beiderseitigem Vorkommen, seine Stellung am Stammbronchus mit einer solchen an der Trachea selbst vertauschen, doch geschieht dies merkwürdigerweise auch dort, wo ein linker Bronchus vorhanden ist, immer nur auf der rechten Seite (Fig. 509, **B**, **D**). Cetaceen und Artiodactylen, hier und da auch Raubthiere und Affen folgen diesem Typus.

Die weitaus grössere Zahl der Säugethiere hat übrigens den linken, eparteriellen Bronchus eingebüsst, den rechten aber beibehalten, wie denn die rechte Lunge im Allgemeinen typisch schärfer ausgeprägt ist, als die linke (Fig. 509, **C**, **D**).

Endlich kann das eparterielle Bronchialsystem, das seine Sonderstellung durch die ganze Säugethierreihe hindurch aufs klarste documentirt, links wie rechts gänzlich geschwunden sein und mit ihm geht das letzte Ueberbleibsel einer untergegangenen Generation zu Grabe und sein Verschwinden ist der Schlussakt eines Vorganges, der schon bei den Vögeln eingeleitet wurde. Diesen Erfahrungen gegenüber, welche mit strengster Nothwendigkeit auf genetische Beziehungen zwischen den einzelnen Lungenformen hinweisen, kann es keinen Augenblick zweifelhaft erscheinen, dass das Auftreten eparterieller Bronchialzweige beiderseits bei Säugern den ursprünglichen, das einseitige Vorkommen oder Fehlen derselben den erst secundär erworbenen Typus darstellt [2]).

Um nun einen Ueberblick über die Vertheilung der verschiedenen Gestaltungsformen des Bronchialbaumes in der Reihe der Säugethiere zu ermöglichen, lasse ich hier eine, dem Aeby'schen Werk entnommene und durch Angaben von M. Weber ergänzte Liste folgen. Aus dieser geht hervor, dass wir vier Haupttypen zu unterscheiden haben, wovon die zwei ersten wieder je in zwei Unterabtheilungen zerfallen. Ich verweise dabei auf die Fig. 509.

a) **Bronchialbaum mit beiderseitigem, eparteriellem Bronchus;**
   α) eparter. Bronchus beiderseits bronchial: Bradypus, Equus, Elephas, Phoca (Fig. 509, **A**);
   β) eparter. Bronchus links bronchial, rechts tracheal: Phocaena communis, Delphinus delphis, Auchenia (Fig. 509, **B**).

b) **Bronchialbaum mit nur rechtsseitigem eparteriellem Bronchus;**
   α) eparter. Bronchus bronchial: Monotremata, Marsupialia, Edentata (ausser Bradypus), Rodentia (ausser Hystrix), Insectivora, Chiroptera, Prosimiae, Primates (Fig. 509, **C**);
   β) eparter. Bronchus tracheal: Artiodactyla (ausser Camelus und Auchenia), viele Cetaceen (Epiodon australe, Hy-

1) Er entspringt stets aus dem seitlichen Umfang des Stammbronchus, ziemlich genau in der Mittelstellung zwischen den dorsalen und ventralen Aesten der hyparteriellen Zone, also vor jenen und hinter diesen (vergl Fig. 506) Seine Verästelung erfolgt dorsal und ventral.

2) Was den Stammbronchus betrifft, so durchsetzt er die Lunge etwas excentrisch nach innen und hinten zu und in Folge davon werden die Aeste der ventralen Serie des hyparteriellen Bronchialsystems länger sein, als diejenigen der dorsalen. Die vom Hilus an abgehenden zahlreichen (5—9), in der Mehrzahl spitzwinkelig absteigenden Seitenäste werden in ihrer monopodischen Entfaltung vom Arterienbaum streng repetirt. Die Venen gestatten sich grössere Freiheit, ohne jedoch das Grundprincip ganz zu verleugnen.

peroodon rostratus, Balaenoptera rostrata und Sibbaldii u. a. (Fig. 509, D).

c) **Bronchialbaum ohne eparteriellen Bronchus:** Hystrix (Fig. 509, E), Balaena mysticetus und antipodum.

d) **Bronchialbaum mit Dreitheilung der Trachea in drei ungleiche Bronchen:** Pontoporia Blainvillei [1]).

Was nun endlich die Frage nach der Ursache des allmäligen Rückganges des eparteriellen Bronchialsystems betrifft, so ist darauf bis jetzt noch keine Antwort möglich und es lässt sich nur sagen, dass die nach allen Theilen möglichst gleichförmig ausgebildete, gestreckte Lungenform unstreitig als die primäre zu betrachten ist. Ebenso sicher steht fest, dass der Anstoss zur Rückbildung nicht vom Organ selbst, sondern von dessen Umgebung aus stattgefunden hat. Nichts liegt näher, als an mechanische Wirkungen von Seiten mächtig vordringender Inhaltsmassen des Bauchraumes sowie eigenartiger Entwicklungsverhältnisse des Brustkorbes [2]) und des Zwerchfelles zu denken, doch ist der Beweis dafür erst noch zu liefern.

Jedenfalls scheint die Ursache der Rückbildung nicht überall eine und dieselbe, überhaupt keine einfache, sondern aus verschiedenen Factoren zusammengesetzte zu sein.

Vor Allem wird zu entscheiden sein, von wo die weitreichende Differenzirung der Säugethierlunge ausgeht. Die Vögel treten unmittelbar in die Fussstapfen der Reptilien und den Säugethieren fehlt, wie noch in so vielen anderen Beziehungen, der unmittelbare Anschluss an die Grundform.

Während fast bei allen, unter den Säugern stehenden Wirbelthieren jede Lunge für sich ein compactes, einheitliches Organ ausmacht, sehen wir sie bei Säugethieren häufig in eine wechselnde Zahl von **Lappen (Lobi pulmonis)** zerfallen [3]).

Wenn nun auch bis jetzt die entwicklungsgeschichtlichen Daten für die Beantwortung der Frage nach der Ursache jenes Zerfalles fehlen, so steht doch so viel fest, dass der Typus des Bronchialbaumes durch die Lappenbildung in keiner Weise berührt wird und dass es sich, wo eine solche stattfindet, fürs erste um weiter nichts handelt, als um eine durchgreifende Sonderung der, einzelnen Seitenbronchen zugetheilten, Gebiete. Die Lappenbildung tritt somit in dem morphologischen Aufbau des Organs der Bronchialverzweigung gegenüber gänzlich in den Hintergrund (Aeby).

Stets beginnt sie am oberen Lungenende und bleibt hyparteriell ausnahmslos auf die ventrale Seite beschränkt. In diesen oberen Lappen tritt stets der erste Seitenbronchus ein und auch bei jedem andern, etwa vorkommenden ächten Lappen wird nie mehr als ein einziger Seitenbronchus in Mitleidenschaft gezogen. Daraus folgt, dass das, was man seither, im Sine der menschlichen Anatomie, mit dem Namen des

---

1) Dieses Thier steht mit seiner Lungenarchitectur ganz isolirt unter allen Mammalia da. Vielleicht handelt es sich um eine alte ursprüngliche Form (M. Weber).

2) Man denke an die phylogenetisch fortschreitende Verkürzung des Brustkorbes durch das successive Eingehen oberer und unterer Rippen Vielleicht ist auch der Verlauf des Aortabogens von Einfluss.

3) Im Grossen und Ganzen stimmen die Angehörigen der einzelnen Ordnungen bezüglich der Lappenbildung so ziemlich unter sich überein. Indessen kommen auch auffällige, hier und da sogar individuelle Verschiedenheiten vor, wie z. B. bei Nagethieren und Primaten (Aeby).

unteren Lungenlappens bezeichnet hat, gar nicht den Namen eines wirklichen Lappens verdient, denn jener repräsentirt ja den Stammbronchus einschliessend, den eigentlichen Lungenstamm[1]).

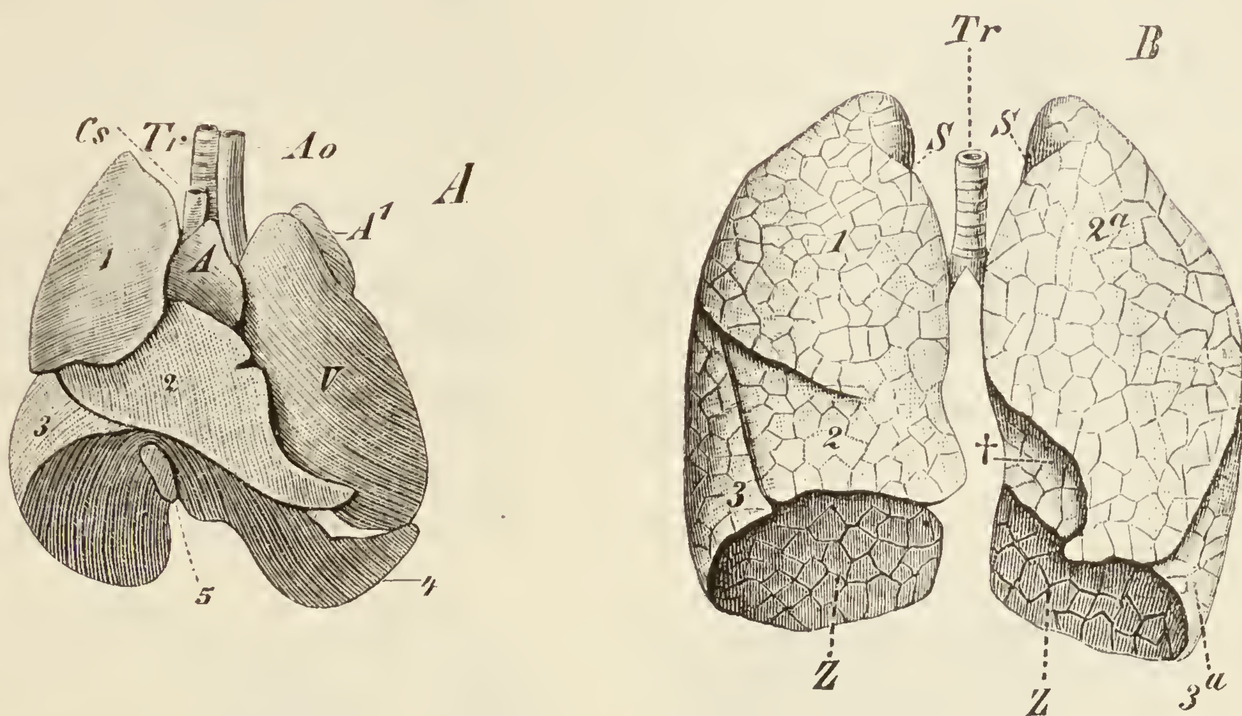


Fig. 510. *A* Rechte Lunge des Maulwurfs, welche die gänzlich ungelappte linke an Volumen 3—4mal übertrifft. *B* Beide Lungen des Menschen von der Ventralseite gesehen.

1, 2, 3, 4, 5 die verschiedenen Lungenlappen, 2^a und 3^a der sogenannte obere und untere Lappen der linken Lunge des Menschen, *Z Z* Zwerchfellfläche (Basis) der Lunge; in der Figur *A* entsprechen die Zahlen 4 und 5 dieser Fläche, † Incisura cordis, *S S* Sulcus für die Arteria subclavia, *Tr* Trachea, *V* Herzventrikel, *A A* die beiden Atrien, *Ao* Aorta, *Cs* Cava superior.

Aus allem diesem erhellt, dass die Natur des zugehörigen Bronchus das einzig sichere Bestimmungsmittel für die morphologische Bedeutung des betreffenden Lungenlappens abgiebt[2]).

Dieser Satz kann kaum eine bessere Illustration finden, als durch die nach dem allgemeinen Primatentypus gebaute menschliche Lunge, von der man in den Lehrbüchern angegeben findet, dass sie rechterseits in drei, linkerseits aber nur in zwei Lappen zerfalle.

Ganz abgesehen davon, dass, aus oben genannten Gründen, der sogenannte untere Lappen diesen Namen im morphologischen Sinn gar nicht verdient, wird sich die Frage erheben, ob die oberen Lappen der rechten und linken Lunge als homologe Gebilde, und wie der sogenannte mittlere Lappen der rechten Lunge zu betrachten sei? —

Die erste Frage muss, wie Aeby aufs Ueberzeugendste nachgewiesen hat, verneint werden, da der obere rechte Lappen dem eparte-

1) Auf secundäre und tertiäre Lappenbildungen, wie sie namentlich bei dem ersten hyparteriellen Lappen vorzukommen pflegen, kann hier nicht näher eingegangen werden. Dasselbe gilt auch für den im Bereich des ersten „Nebenbronchus" (Aeby) der ventralen Seite (namentlich rechterseits) auftretenden Herzlappen (Lobus infracardiacus s. impar), der nur wenigen Säugethieren gänzlich fehlt.

2) Die Lappenbildung ist bei Anwesenheit beiderseitiger, eparterieller Bronchialsysteme am beschränktesten (Cetacea, Equus, Pinnipedia) und im umgekehrten Fall (Hystrix) am stärksten. Bei der asymmetrischen Mittelform existiren gewöhnlich mehrere Lappen. Fehlen die Lappen blos einer Seite, so ist dies gewöhnlich die rechte. Das eigentliche Lappengebiet reicht rechts wie links in der Regel nur bis zum ersten hyparteriellen Bronchus.

riellen, der obere linke aber dem ersten hyparteriellen Bronchus angehört. Ein Vertreter des eparteriellen Systems ist ja linkerseits gar nicht vorhanden. Der gleiche hyparterielle Bronchus bildet rechts den mittleren Lappen und dieser wiederholt somit morphologisch den oberen Lappen der linken Seite.

Somit handelt es sich bei den beiden Lungen nicht blos um eine äusserliche Asymmetrie durch ungleiche Parzellirung gleichwerthiger Grundmassen, sondern um eine Asymmetrie dieser selbst; die rechte enthält eben ein Element mehr als die linke (Aeby)[1]).

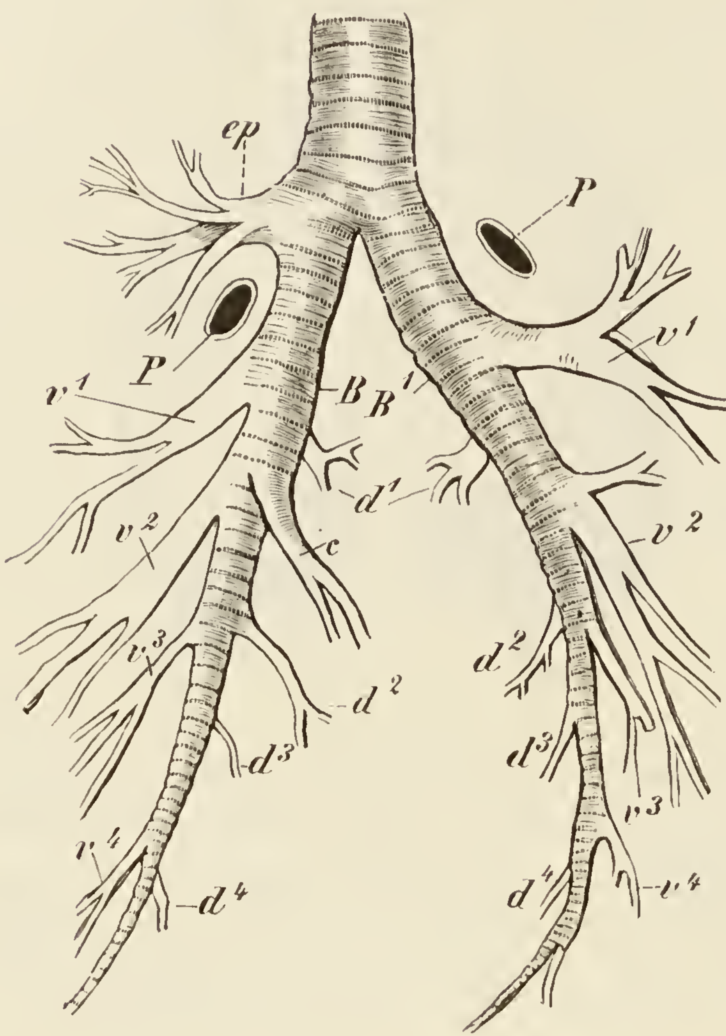


Fig. 511. Bronchialbaum des Menschen, halbschematisch nach einem Metallausguss. (Nach Aeby.)

Trachea und Stammbronchen leicht schattirt, die Seitenbronchen hell. *B* rechter, B^1 linker Stammbronchus, *ep* eparterieller Seitenbronchus, v^1, v^2, v^3, v^4 erster bis vierter hyparterieller Ventralbronchus, d^1—d^4 erster bis vierter hyparterieller Dorsalbronchus, *c* Herzbronchus, *P* Arteria pulmonalis.

Auf die speciellen Lage- und Caliber-Verhältnisse des Bronchialbaums (die gesammte respiratorische Luftbahn gewinnt nach der Peripherie hin an Weite) kann hier nicht näher eingegangen werden und ich beschränke mich darauf, folgende andere, auf die menschlichen Verhältnisse sich beziehende Punkte, ihres allgemeineren Interesses wegen, noch kurz hervorzuheben. Sie sind ebenfalls dem Aeby'schen Werke entnommen.

Die weiblichen Lungen besitzen ein um ein Viertel kleineres Volumen als die männlichen. Bei beiden Geschlechtern existiren zwei Perioden des relativ stärksten Längenwachsthums; die eine fällt in die zweite Hälfte des ersten Lebensjahres, die andere in die Pubertätszeit. Am Schlusse des ersten Lebensjahres hat sich die Lunge auf das Vierfache und bis zum achten hin etwa auf das Achtfache ihres anfänglichen Volums erweitert. Bis zur Pubertät erreicht sie nur das Zehnfache, dann aber geht es rapid vorwärts, bis das Zwanzigfache des Werthes beim Neugeborenen erreicht ist. Dabei ist ein Einfluss des Alters auf die relative Grösse der einzelnen Lungenlappen nicht zu verkennen, wie denn z. B. der oberste Lappen einer jeden Seite im Beginn der Entwicklung von relativ geringerer Ausdehnung ist als später.

Es lässt sich durch Rechnung beweisen, dass das Wachsthum der Lunge ausschliesslich durch Vergrösserung der bereits zur Zeit der Geburt vorhandenen Elemente stattfindet.

1) Wie auch gar nicht anders zu erwarten ist, äussert der Situs inversus seine Rückwirkung auf die Architectur des Bronchialbaumes dahin, dass die rechte Lunge zwei-, die linke aber dreilappig getroffen wird Im Uebrigen ist der Bronchialbaum ganz regelrecht, nur mit gegenseitiger Vertauschung seiner beiden normalen Seitenhälften, ausgebildet (Leboucq, Weber, Aeby).

Die Zahl der Lungenbläschen des Menschen hat A e b y auf 3—400 Millionen berechnet, die Flächenausdehnung der respiratorischen Schleimhaut des ruhenden Organs beim Mann auf 79,28 □ Meter oder 792,8 □ Fuss, beim Weib auf 63,21 □ Meter oder 632,1 □ Fuss. Setzt man dann die vitale Capacität wiederum gleich dem Umfang der ruhenden Lunge, so dehnt sich dabei die respiratorische Fläche des Mannes auf 129,84 □ Meter oder 1298,4 □ Fuss und diejenige des Weibes auf 103,52 □ Meter oder 1035,2 □ Fuss aus.

Bei allen Säugethieren (Fig. 512) hängt jede Lunge in einem serösen Beutel (P^1), der sie enge überzieht, am Hilus (*Hi*) aber von ihr abgelenkt wird, als sogenanntes m e d i a s t i n a l e s Blatt (*m*) lateralwärts

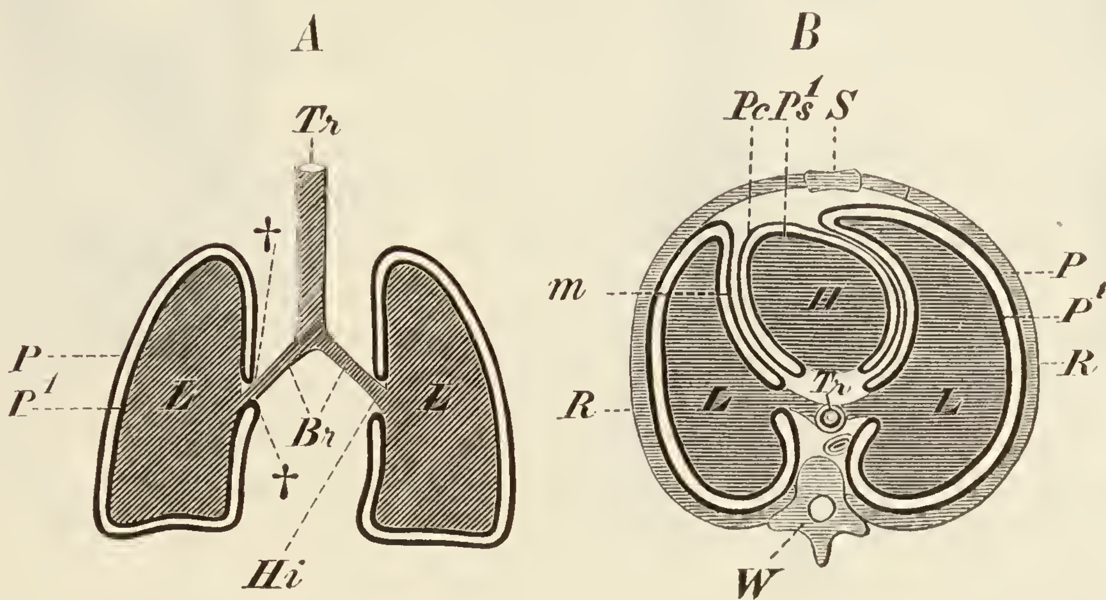


Fig. 512. S c h e m a t i s c h e D a r s t e l l u n g d e s P l e u r a l - u n d P e r i c a r d i a l - R a u m e s b e i S ä u g e t h i e r e n m i t Z u g r u n d e l e g u n g d e r m e n s c h l i c h e n V e r - h ä l t n i s s e.

A Frontalschnitt, *B* Querschnitt.

Tr Trachea, *Br* Bronchien, *L L* Lungen, *H* Herz, *W* Wirbelsäule, *P* parietales, P^1 viscerales Blatt der Pleura, † † Umschlagsstelle beider am Hilus pulmonis (*Hi*), *m* Mediastinales Pleuralblatt, *Pc* Pc^1 Parietales und viscerales Blatt des Herzbeutels, *R* Rippen (Brustwand), *S* Sternum. Das mediastinale Pleuralblatt *m* ist mit dem parietalen Blatt des Pericards *Pc* verwachsen zu denken.

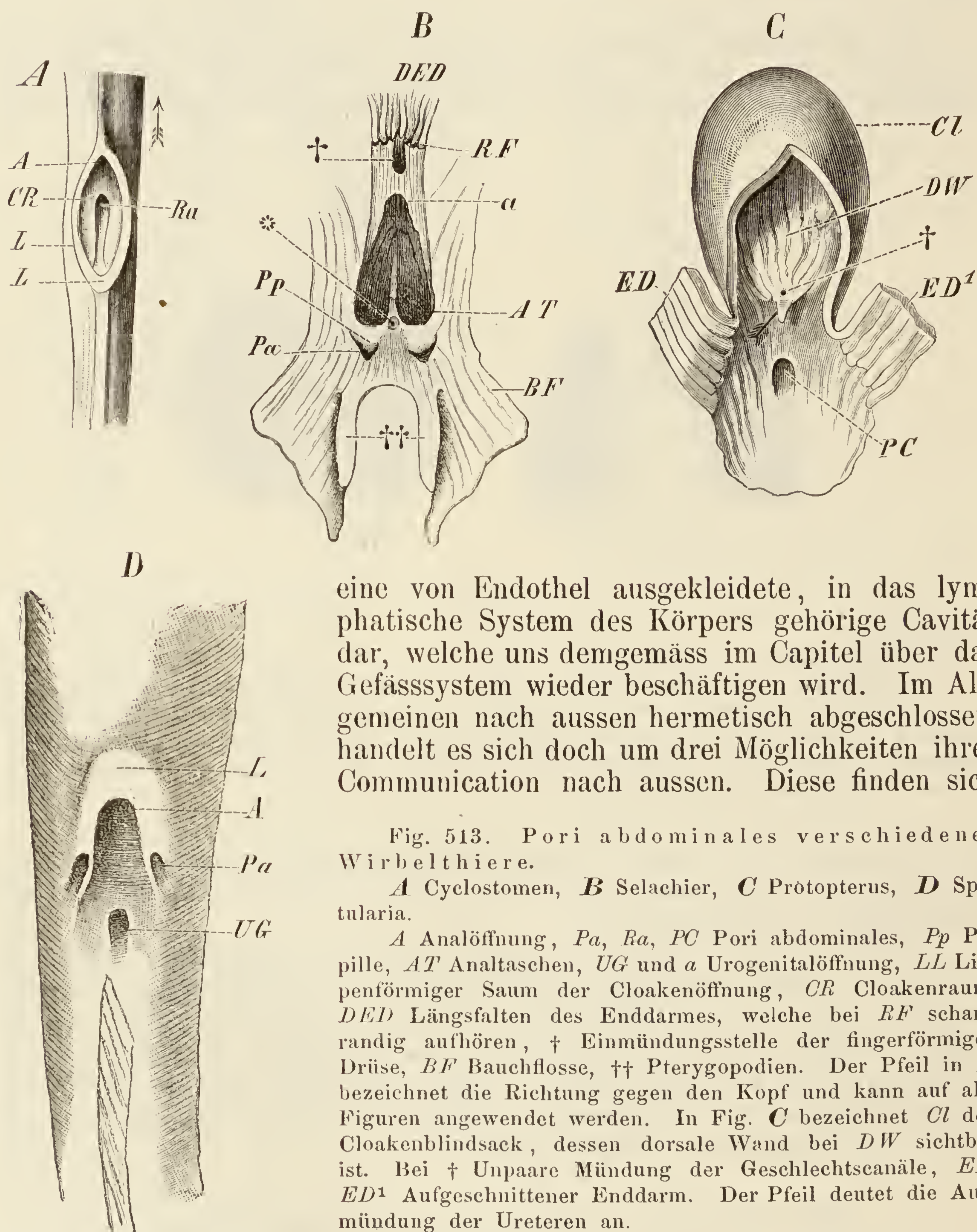
den Herzbeutel (*Pc*) überzieht und schliesslich an die innere Fläche der Brustwand (*R*) sich anlegt, um diese sowie auch die dorsale Fläche des Zwerchfells zu überziehen (*P*).

So entsteht das sogenannte **Cavum pleurae** (zwischen *P* und P^1), an dem man dem eben Mitgetheilten gemäss, ein p a r i e t a l e s (costales) und v i s c e r a l e s (pulmonales) Blatt unterscheiden kann. Beide Blätter sondern ins P l e u r a l c a v u m eine Flüssigkeit ab, welche durch Befeuchtung der Berührungsflächen dafür sorgt, dass sich die mit jeder In- und Exspiration nothwendig verbundene Verschiebung der Lunge leicht und ungehindert vollziehen kann.

Das Coelom und die Pori abdominales.

Nachdem wir so den grössten Theil der Contenta des Leibesraumes (Coelom) einer genauen Betrachtung unterzogen haben, ist es an der Zeit, letzterem selbst noch einige Aufmerksamkeit zu widmen. Auf seine Entwicklungsgeschichte brauche ich nicht mehr einzugehen und will jetzt nur noch, worauf ich allerdings schon zu wiederholten Malen, im Lauf der speciellen Schilderung der verschiedensten Organe, hinzu-

weisen Gelegenheit hatte, Folgendes betonen. Das ganze Coelom, mag es durch ein etwa vorhandenes Zwerchfell in ein **Cavum pleurae** und **peritonei** getheilt sein, oder, wie bei sämmtlichen Anamnia und den meisten Reptilien, einen gemeinsamen grossen **Pleuroperitonealraum** vorstellen, ist von einer serösen Haut[1]), dem **Peritoneum** resp. der **Pleura** ausgekleidet, deren Beziehungen zu den Eingeweiden ich schon zu wiederholten Malen besprochen habe. Der Pleuroperitonealraum stellt



eine von Endothel ausgekleidete, in das lymphatische System des Körpers gehörige Cavität dar, welche uns demgemäss im Capitel über das Gefässsystem wieder beschäftigen wird. Im Allgemeinen nach aussen hermetisch abgeschlossen, handelt es sich doch um drei Möglichkeiten ihrer Communication nach aussen. Diese finden sich

Fig. 513. Pori abdominales verschiedener Wirbelthiere.

A Cyclostomen, ***B*** Selachier, ***C*** Protopterus, ***D*** Spatularia.

A Analöffnung, *Pa*, *Ra*, *PC* Pori abdominales, *Pp* Papille, *AT* Analtaschen, *UG* und *a* Urogenitalöffnung, *LL* Lippenförmiger Saum der Cloakenöffnung, *CR* Cloakenraum, *DED* Längsfalten des Enddarmes, welche bei *RF* scharfrandig aufhören, † Einmündungsstelle der fingerförmigen Drüse, *BF* Bauchflosse, †† Pterygopodien. Der Pfeil in ***A*** bezeichnet die Richtung gegen den Kopf und kann auf alle Figuren angewendet werden. In Fig. ***C*** bezeichnet *Cl* den Cloakenblindsack, dessen dorsale Wand bei *DW* sichtbar ist. Bei † Unpaare Mündung der Geschlechtscanäle, *ED*, *ED*¹ Aufgeschnittener Enddarm. Der Pfeil deutet die Ausmündung der Ureteren an.

---

1) Bei Sauriern kann es intensiv schwarz pigmentirt sein (Lacerta, Ascalaboten, Agamen u. a.) — Bei Python reicht, wie Lataste gezeigt hat, das Peritoneum nach vorne nur bis zum Pylorus; weiterhin tritt an seine Stelle lockeres Bindegewebe. Das Mesogastrium und die Pleura fehlen deshalb gänzlich. Nach hinten steht die Peritonealhöhle mit der grossen Lymphcisterne und dem benachbarten Bindegewebe in weiter, offener Verbindung.

im Bereich der Nieren, in Form der sogenannten Nephrostomen, an den inneren Oeffnungen der weiblichen Eileiter und endlich in den sogenannten **Peritonealcanälen (Pori abdominales)**. Nur letztere sollen uns hier näher beschäftigen.

Bei Cyclostomen liegt der unpaare Abdominalporus hinter dem After (Fig. 513 **A**, *Ra*). Von den Selachiern an treten die Abdominalcanäle in der Regel paarig auf und zwar liegen sie bei letzteren (Fig. 513 **B**, *Pa*) hinter den sogenannten Analtaschen (*AT*) unter je einer kleinen Hautpapille (*Pp*). Sie kommen nicht allen Selachiern zu; so fehlen sie z. B. den Notidaniden, Cestracioniden und Rhiniden vollständig, bei Scylliiden theilweise. Arten eines und desselben Genus können sich hierin entgegengesetzt verhalten, ja sogar bei Thieren einer und derselben Art können sie bald vorkommen, bald fehlen[1]); möglich dass sie bei einigen nur während der Fortpflanzung auftreten (Turner).

Bei Ganoiden, unter welchen sie bei Sturionen, wie vor Allem bei Spatularia sehr weit werden können, liegen sie stets vor der Urogenitalöffnung und hinter dem After, rechts und links auf den die Afteröffnung begrenzenden Hautsäumen (Fig. 513 **D**, *Pa*). Bei Acipenser erscheinen alle drei resp. vier Oeffnungen viel näher zusammengerückt als bei Spatularia. Bei Amia vermag ich keine Abdominalcanäle zu entdecken.

Aehnlich wie die Ganoiden verhalten sich die Holocephalen und Teleostier; unter den letzteren sollen sie übrigens nur den Salmoniden, Muraenoiden und Mormyriden zukommen. Bei den Salmoniden besitzt nur das Weibchen Pori abdominales, das Männchen hat einen eigenen Geschlechtsgang.

Bei Ceratodus liegen sie, wie bei Selachiern, hinter dem After und der Urogenitalöffnung, bei Protopterus aber (Fig. 513 **C**) liegt der meist unpaare Canal ein wenig vor dem After und zwar öffnet sich derselbe, je nachdem der After rechts oder links von der Mittellinie liegt, rechts oder links nach aussen. Man geräth durch dieselbe in einen unpaaren, von derben, fast spröden Wänden begrenzten Hohlraum, welcher dorsalwärts von der Cloake gelegen ist. Dieser erstreckt sich kopfwärts etwa bis zum Niveau der Ausmündungen des Urogenitalsystems, wo er kuppelförmig abschliesst. In dieses sein kuppelförmiges Ende öffnen sich die beiden äusserst feinen Pori abdominales (Wiedersheim). Handelt es sich nur um einen Porus, so kann derselbe ausser- oder innerhalb des Cloakensphincters liegen (Ayers).

Bei sämmtlichen Amphibien werden die Pori abdominales gänzlich vermisst, dagegen treten sie wieder bei Reptilien auf, nämlich bei Cheloniern und Crocodiliern. (Lacertilier und Ophidier besitzen dagegen Analtaschen.) Sie liegen bei Cheloniern unmittelbar unterhalb der Schleimhaut des Penis und der Clitoris, oberhalb und neben dem äusseren Rand der Schwellkörper. Im Niveau der Eichel angekommen, dringen sie in deren spongiöse Substanz ein, verengen sich schnell und enden blind zugespitzt[2]) (C. K. Hoffmann).

Das Vorkommen der Abdominalporen bei so weit aus einander liegenden Thiergeschlechtern ist ein Beweis für ihr hohes Alter und ihre

1) Zuweilen kann auch nur der Porus einer Seite entwickelt sein (vergl. die Dipnoër).

2) Nach Anderson würden sie keine Verbindung mit den Corpora cavernosa haben, sondern bei beiden Geschlechtern frei nach aussen in die Cloake münden.

phyletische Bedeutung. Bridge betrachtet sie als ein Paar hinterer Segmentalorgane, deren Aufgabe, wie dies auch schon Gegenbaur vermuthet hat, bei Urwirbelthieren darin bestand, die Geschlechtsproproducte nach aussen zu leiten [1]).

Dieser Zustand hat sich bei den Cyclostomen erhalten, bei höheren Vertebraten aber sind der Müller'sche und Wolff'sche Gang an ihre Stelle getreten; bei einzelnen Knochenfischen aber sind sie in Folge der Verkümmerung des eigentlichen Geschlechtscanals zur ursprünglichen Bedeutung zurückgekehrt.

Nach Gegenbaur sind die Pori abdominales durchaus nicht durchweg als homologe Bildungen zu betrachten, sondern man muss bei ihrer Beurtheilung, wie oben schon hervorgehoben wurde, noch andere Instanzen, wie vor Allem die Geschlechtsorgane — man denke an die Andeutungen eines allmälig stattgehabten Schwundes der Oviducte in der Reihe der Salmoniden, worauf Stannius und Huxley aufmerksam gemacht haben — in Betracht ziehen. So gelten für Gegenbaur, wenn ich ihn recht verstehe, die Pori abdominales der Salmoniden und Aale für nicht homolog denjenigen der Cyclostomen und Selachier.

Weitere Studien, namentlich entwicklungsgeschichtlicher Natur, hierüber erscheinen dringend geboten.

Zusammenfassung der in dem Capitel über die Respirationsorgane gewonnenen Resultate.

Die bei vielen Wirbellosen eine grosse Rolle spielende Hautrespiration tritt bei den meisten Wirbelthieren der Kiemen- oder Lungenathmung gegenüber stark in den Hintergrund.

Die wasserathmenden Kiemen sowohl als die luftathmenden Lungen sind genetisch aufs engste an den Tractus intestinalis gebunden, und beide erfüllen durch den auf dem Wege des Kreislaufes sich vollziehenden Gaswechsel eine und dieselbe Function.

Während nun aber die Kiemen im Bereich des Kopfes, beziehungsweise des Visceralskeletes an die Existenz von Oeffnungen geknüpft sind, welche die Schlundwand durchbohren, handelt es sich bei den Lungen um paarige Divertikel der Vorderdarms, welche in den Leibesraum zu liegen kommen. Sie finden sich schon bei Fischen unter der Form der ausserordentlich vielgestaltigen Schwimmblase vorgebildet, allein es handelt sich dabei, aus Gründen des Kreislaufes, nur um eine morphologische und um keine physiologische Parallele, d. h., eine Schwimmblase wird, wenn sie auch in der Structur ihrer Innenfläche da und dort noch so sehr an eine Lunge erinnert, doch nie als ein Respirations-, sondern immer nur als ein hydrostatischer Apparat fungiren können.

Die Kiemen sind als eine phyletisch viel ältere Einrichtung zu betrachten, als die Schwimmblase resp. Lunge, denn die niedrigsten Fische

---

1) Die Eier des Amphioxus sollen nicht durch den Abdominalporus dieses Thieres, sondern durch den Mund entleert werden (?).

zeigen davon noch keine Spur und dieser Satz wird auch durch die Ontogenie gestützt. Letztere beweist, dass sämmtliche Wirbelthiere früher einmal kiemenathmend waren und dass sie erst ganz allmälig in Anpassung an das umgebende Medium zu luftathmenden geworden sind, ein Process, den wir heute noch in der Entwicklung der meisten Amphibien unter unsern Augen sich abspielen sehen.

Dass der Kiemenraum bei den Vorfahren der heutigen Wirbelthiere über einen viel grösseren Abschnitt des Körpers sich erstreckt haben muss, erhellt unzweifelhaft aus dem Verhalten des Amphioxus, der Cyclostomen und der Notidaniden, sowie aus gewissen Kiemenrudimenten, wie sie bei anderen Fischen häufig noch nachzuweisen sind.

Die Kiemen sämmtlicher Wirbelthiere lassen sich in morphologischer Beziehung in vier Abtheilungen zerfällen, die unter sich keine directen Beziehungen aufweisen. Die erste ist durch den Amphioxus, die zweite durch die Cyclostomen, die dritte durch die übrigen Fische, die vierte endlich durch die Amphibien repräsentirt.

Die zweite und dritte Abtheilung scheiden sich wieder in zwei Unterabtheilungen (Petromyzonten und Myxinoiden einer-, Selachier und die übrigen Fische andrerseits).

Die vierte Abtheilung steht dann wieder durch den Besitz äusserer Kiemen allen übrigen Abtheilungen, die nur innere Kiemen besitzen, scharf gegenüber. Wenn wir aber erwägen, dass auch in der Jugendform mancher Fische äussere Kiemen auftreten, so berechtigt uns dieses zu dem Schlusse, dass wir diese Kiemenform als die phyletisch ältere, d. h. als eine schon von den Vorfahren der Selachier erworbene zu betrachten haben.

Was nun den Respirationsapparat der luftathmenden Wirbelthiere anbelangt, so kann man bei allen die Luft zuführenden Wege und die eigentliche Lunge unterscheiden. Erstere zerfallen in den Kehlkopf, die Trachea und die Bronchien.

Der Kehlkopfeingang liegt im Gegensatz zu demjenigen des Luftganges der Schwimmblase stets an der ventralen Schlundwand, unterscheidet sich aber von letzterem bei niederen Typen im Uebrigen nur wenig.

Hier wie dort handelt es sich zunächst nur um einen M. dilatator und entweder um gar keine (Dipnoër) oder doch nur um eine sehr geringe Differenzirung von Stützknorpeln (gewisse Amphibien). Hier kann somit noch von keinem eigentlichen Kehlkopf und von keiner eigentlichen Trachea die Rede sein und man geräth durch die Oeffnung direct in die Lungensäcke. Eine von Knorpeln gestützte Trachea ist somit ebenfalls als ein secundärer Erwerb zu betrachten.

Zu dem M. dilatator gesellt sich weiterhin noch ein Constrictor und ein knorpeliges Kehlkopfgerüste (Giessbecken- und Ringknorpel) beginnt sich immer mehr zu differenziren. Schon in der Reihe der Anuren erreicht es eine hohe Vollendung und hier treten zum erstenmal schwingende Membranen auf, wodurch das erste Stimmorgan gebildet ist.

Von den Reptilien an ist der Typus des Säugethierkehlkopfes in seinen Grundzügen vorgezeichnet und, was bei letzteren neu hinzukommt, ist im Wesentlichen nur die Cartilago thyreoidea und die stets wohl entwickelte, selbständige Epiglottis, sowie endlich eine ungleich reicher differenzirte Muskulatur.

Eine Sonderstellung nehmen die Vögel insofern ein, als ihr Stimm-

organ in die Tiefe der Brust versenkt, d. h. an dem Uebergang der Trachea in die Bronchien angebracht und der obere, eigentliche Kehlkopf (im Sinne der übrigen Vertebraten) rudimentär und nur zu einem einfachen Luftweg geworden ist.

Was die Lunge selbst betrifft, so accommodirt sie sich im Allgemeinen der Configuration des Körpers und stellt in ihrer niedersten Form einen glattwandigen Sack mit weitem Lumen dar (manche Dipnoër und Urodelen).

Indem derselbe Aussackungen bildet, entsteht eine Zone randständiger Lungenzellen, welche alle mit dem centralen Hohlraum in offener Communication stehen, und letzterer wird um so mehr beschränkt, je mehr jene zelligen, wabigen Räume überhand nehmen. So kommt es zu einer immer stärkeren Vergrösserung der respiratorischen Fläche, bis schliesslich in der Reihe der Reptilien die ganze Lungensubstanz von spongiösem Gewebe durchwachsen und das centrale Lumen gänzlich verschwunden ist. Zugleich hört der zutretende Bronchus nicht mehr, wie dies noch bei Amphibien und gewissen Reptilien der Fall ist, bei seinem Eintritt in die Lunge auf, sondern durchwächst sie in ihrer ganzen Länge, bis zu ihrem hintersten Ende.

So kann man einen, in der axialen Verlängerung des Bronchus liegenden, sogenannten Stammbronchus und davon entspringende Seitenbronchien unterscheiden, woraus ein äusserst complicirtes, an seinen Enden mit den reich vascularisirten Lungenbläschen besetztes Röhrensystem resultirt. Letzteres lässt von den Cheloniern und Crocodiliern an durch die Vogelreihe hindurch bis zu den Säugern dieselbe typische, unter dem Einfluss der Arteria pulmonalis entstandene Anordnung erkennen, die allerdings bei der letztgenannten Thierklasse nicht unbedeutende Modificationen erfährt. Dazu kommt hier noch ein Zerfall der Lunge in eine verschieden grosse Zahl von Lappen, während sie bei den übrigen Wirbelthieren ein compactes, einheitliches Organ darstellt.

Die sogenannten Luftsäcke finden sich bei grösseren Reptilien schon vorgebildet, erfahren aber erst in der Reihe der Vögel ihre höchste Differenzirung. Sie gehen aus einer, in früher Foetalzeit erfolgenden Wucherung der Lunge hervor. Indem sie sich theils zwischen die Eingeweide, theils zwischen die Muskulatur und die Haut einbohren, bleiben sie zugleich in offener Communication mit der Lunge und dringen andererseits auch in die Knochen hinein, wodurch diese pneumatisch werden. Während nun aber die Rumpfluftsäcke als integrirende Bestandtheile des Athmungsapparates aufzufassen sind, steht die weiter nach der Peripherie fortschreitende Luftsackausdehnung, wie auch die Knochenpneumaticität zur Respiration sicherlich in keiner Beziehung mehr; immerhin aber dient sie zur Ausscheidung von Wasserdampf, zur Wärmeregulirung und Ventilation, giebt also in letzterem Sinn stets ein wichtiges Moment für die Athmung ab.

Die Knochenpneumaticität ist übrigens durchaus nicht unter allen Umständen eine Bedingung für das Flugvermögen, wenn auch letzteres immerhin dadurch unterstützt werden kann.

Das ganze Coelom ist ausgekleidet von einer serösen Haut, welche von einem Endothelium überzogen ist und an welchem man ein parietales Blatt, sowie viscerale, die verschiedenen Eingeweide umhüllende Blätter unterscheiden kann.

Auf dreierlei Art kann das Coelom nach aussen communiciren,

1) durch die Nephrostomen, 2) durch das Ostium abdominale des weiblichen Eileiters, und 3) durch die in der Nähe der Urogenital- resp. Analöffnung mündenden Pori abdominales. Letztere, welche paarig oder unpaar sein können, finden sich bei vielen Fischen, allen Dipnoërn, bei Cheloniern und Crocodiliern. Ihre Bedeutung ist noch keineswegs klar und es lässt sich vorderhand nur behaupten, dass sie eine uralte, schon von den Vorfahren der Cyclostomen erworbene, wahrscheinlich zum Urogenitalsystem in Beziehung stehende Einrichtung darstellen.

H. Organe des Kreislaufs.

(Gefässsystem.)

Die Organe des Kreislaufs zerfallen in ein Centralorgan, d. h. in das von dem sogen. Herzbeutel (Pericardium) umgebene **Herz**, welches nach Art einer Saug- und Druckpumpe fungirt, in periphere Organe, die **Gefässe**, und in eine ernährende, aus Plasma und Formtheilchen (Zellen) bestehende Flüssigkeit, das **Blut** und die **Lymphe.** Von letzterer, welche theils an geschlossene Canäle gebunden ist, theils die verschiedensten Spalten, Lücken und Hohlräume des Körpers erfüllt und alle Gewebe durchtränkt, wird später die Rede sein und wir haben es somit fürs erste nur mit dem Blutgefässsystem im engeren Sinne zu schaffen. Hier handelt es sich stets um allseitig geschlossene Röhren (Gefässe), die, je nachdem sie sauerstoff- oder kohlensäurereiches Blut führen, als **Arterien** und **Venen** bezeichnet werden. Dies ist übrigens keine durchschlagende Regel, insofern man, das chemische Verhalten des betreffenden Blutstromes ganz bei Seite setzend, sämmtliche, ihr Blut in das Herz ergiessenden Gefässe Venen, die aus dem Herz entspringenden aber Arterien nennt.

Entwicklung des Herzens und der Gefässe.

Das gesammte Gefässsystem entsteht im Bereich des Mesoderms, also des mittleren Keimblattes.

Das Herz speciell erscheint bei sämmtlichen Anamnia in seiner ersten Anlage als eine unpaare, röhrenförmige Aushöhlung des Darmfaserblattes (Splanchnopleura) an der ventralen Seite des Schlundes, dicht hinter der Gegend der Kiemenspalten (Balfour) (Fig. 514). Indem es sich also aus demselben Blastem bildet, welches

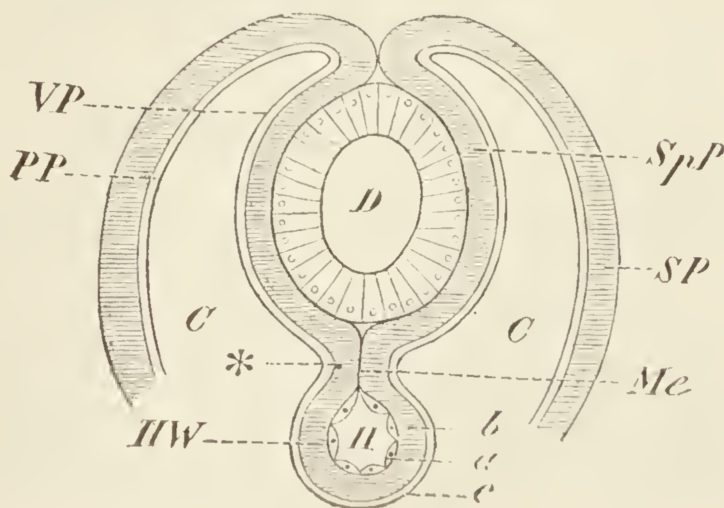


Fig. 514. Schematische Darstellung der embryonalen Herzanlage bei den Anamnia.

Sp Somatopleura, *SpP* Splanchnopleura, *PP* Parietales —, *VP* Viscerales Blatt der Serosa, *CC* Coelom, *D* Schlundhöhle, vom Entoderm ausgekleidet, *HW* Herzwand (Fortsetzung der Splanchnopleura), *Me* Mesocardium, *a* Entocardium, *b* Muskelschicht, *c* Pericardium, *H* Herzhöhle.

auch die Muskelhaut des Tractus intestinalis liefert, differenzirt sich seine Wand in drei Schichten, in die äussere seröse, in die mittlere muskulöse und in die innere epitheliale (Fig. 514, *c*, *b*, *a*).

Bei den Amnioten, und zwar hier speciell bei den Säugern und Vögeln (bei Reptilien ist hierüber noch nichts Sicheres bekannt) entwickelt sich das Herz, im Gegensatz zu den Anamnia, erst nach der

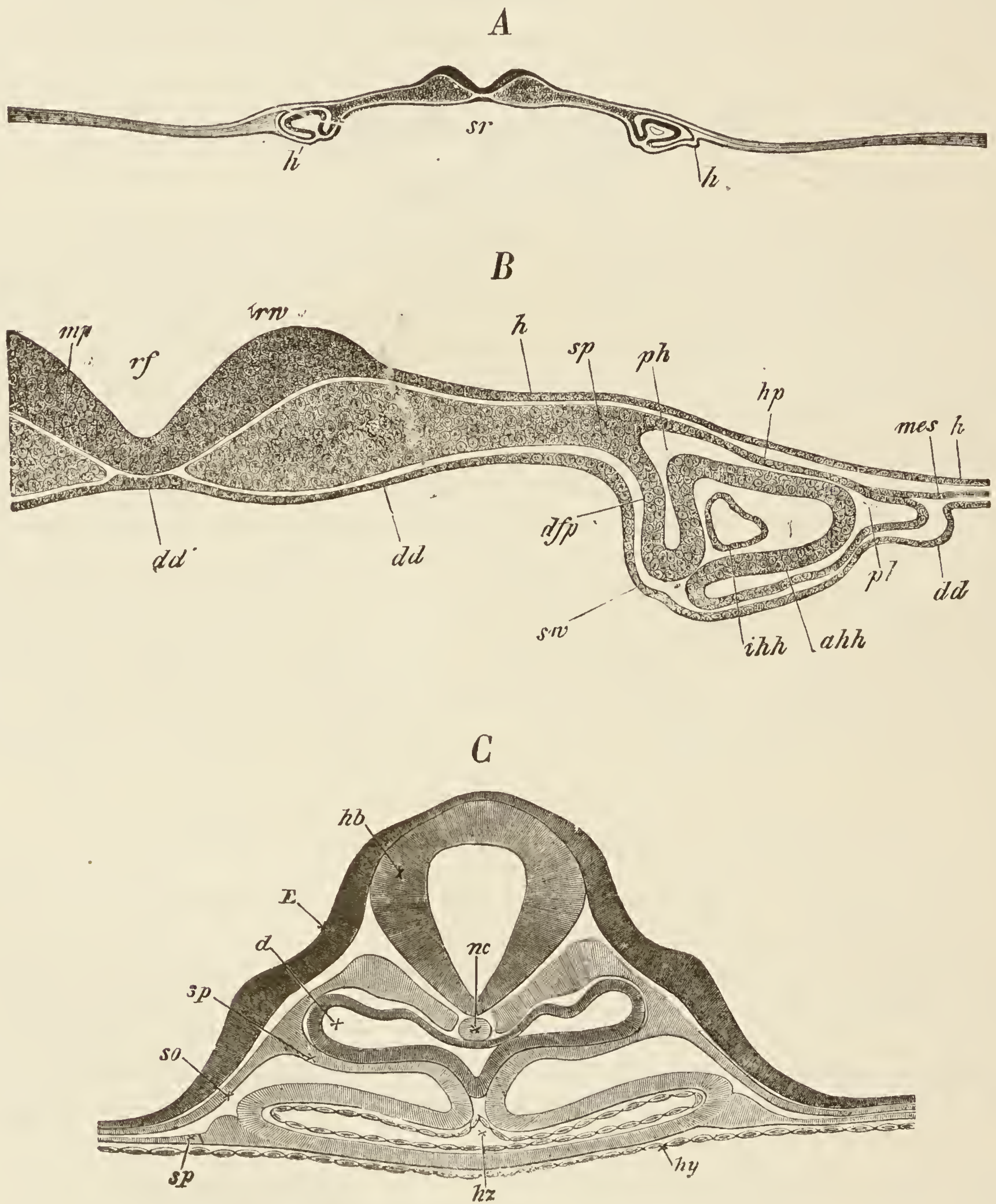


Fig. 515. **A** Querschnitt durch den Kopf eines Kaninchen-Embryos von neun Tagen. (Nach Kölliker). **B** ist ein Theil von **A** in stärkerer Vergrösserung. **C** Schematischer Querschnitt durch die Gegend des Hinterhirns eines Hühnerembryos von unfähr 36 Stunden, um die Bildung des Herzens zu erläutern. (Nach Balfour).

rf Rückenfurche, *mp* Medullarplatte, *rw* Rückenwulst, *h* Epiblast, *dd* Hypoblast, *dd'* Chordaverdickung desselben, *sp* ungetheiltes Mesoblast, *hp* somatisches, *dfp* splanchnisches Mesoblast, *ph* Pericardialtheil der Leibeshöhle, *ahh* Muskelwand des Herzens, *ihh* Epithelschicht des Herzens, *mes* seitliches ungetheiltes Mesoblast, *sw* Hypoblastfalte, aus der sich die ventrale Schlundwand bildet, *sr* Anlage des Schlundes, *hb* Hinterhirn, *nc* Chorda, *E* Epiblast, *so* Somatopleura, *sp* Splanchnopleura, *d* Darmrohr, *hy* Hypoblast, *hz* Herz.

Umwandlung des Schlundes in ein geschlossenes Rohr [1]), und zwar in Form zweier selbständiger Röhren resp. Halbrinnen, die erst nachträglich zu einem unpaaren Gebilde verschmelzen (Hensen, Götte, His, Kölliker) [2]).

Anfangs zu beiden Seiten der Kopfplatten in der Gegend des Mittel- und Hinterhirns liegend, werden die zwei gegen das Entoblast geöffneten Halbrinnen des Herzens durch die Entwicklung der Seitenfalten der splanchnischen Wände später nach innen und unten gedrängt, bis sie endlich an der ventralen Schlundfläche zusammenstossen resp. zusammenfliessen.

Der Grund dieser eben geschilderten Doppelanlage des Herzens liegt in dem erst spät erfolgenden Verschlusse der Schlundwand, ist also als secundärer Entwicklungsvorgang zu betrachten (Balfour).

In direktem Zusammenhang mit dem Herz legt sich der **Sinus venosus** an, welcher bei den Amnioten unmittelbar in die Dottervenen übergeht und später in die übrige Masse des Herzens mit einbezogen wird Dieses einfache, röhrenförmige Herz erfährt nun dadurch, dass es, rasch heranwachsend, in der umgebenden Kammer bald keinen Raum mehr findet, eine S-förmige Krümmung. Der eine Schenkel liegt dorsal, der andere ventral und beide werden durch eine Einschnürung scharf von einander geschieden. Ersterer wird zum dünnwandigen **Vorhofstheil (Atrium)**, letzterer zum stark-muskulösen **Ventrikel**, und während sich jener nach hinten theilweise gegen den Sinus venosus absetzt, reicht dieser mit einem längeren Abschnitt **(Truncus arteriosus)** nach vorne bis zum Ursprung der Kiemenarterien. Wenn ich noch hinzufüge, dass sich an der Grenze zwischen den beiden Hauptabschnitten des Herzens ein Paar einfacher, häutiger Klappen entwickeln, welche eine Rückstauung des Blutes verhindern, und dass sich der Truncus arteriosus in einen hinteren, mit einer Anzahl transversaler Klappen ausgestatteten Abschnitt (Conus arteriosus) und einen vorderen, klappenlosen Abschnitt (Bulbus arteriosus) theilt, so habe ich damit eine Schilderung des Herzens gegeben, wie es zeitlebens bei Fischen persistirt.

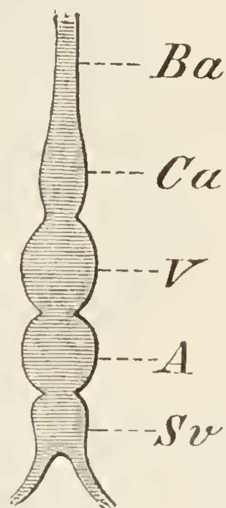


Fig. 516. Schematische Darstellung der einzelnen Abtheilungen des primitiven Herzens.
Sv Sinus venosus, in welchen die Körpervenen einmünden, *A* Atrium, *V* Ventrikel, *Ca* Conus arteriosus, *Ba* Bulbus arteriosus.

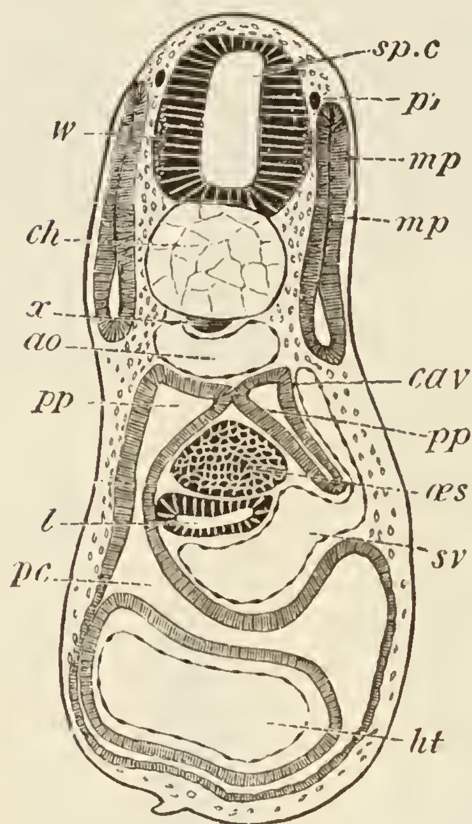
Mit dem ersten Auftreten der Lungen bei Dipnoërn treten wichtige Veränderungen auf, die im Wesentlichen auf einer unvollständigen Scheidung des Vorhofes, des Ventrikels und des Conus in je zwei Abtheilungen beruhen. So kommt es schon bei Amphibien durch eine tief einschneidende Falte zu einer vollständigen Trennung beider Atrien, wovon das rechte mit dem Sinus venosus, das linke mit den Lungenvenen im Zusammenhang steht. Im Uebrigen stimmt das Amphibienherz mit jenem der Dipnoi principiell überein.

---

1) Bei Vögeln ist die Ausbildung des Schlundes zur Zeit der ersten Herzanlage schon viel weiter fortgeschritten als bei Säugern.

2) Jede Halbrinne entsteht genau nach demselben Modus, wie das ganze Herz der Anamnia.

Bei Amnioten endlich handelt es sich nicht mehr um eine Vielheit, sondern nur um eine einzige Klappenreihe im Conus arteriosus. Der ganze Truncus arteriosus zerfällt bei Reptilien in drei [1]), bei Vögeln und Säugern in zwei Gefässe, wovon sich jedes in den Herzventrikel öffnet und an seinem Ursprung mit einer eigenen Klappenreihe versehen ist. Bei Vögeln und Säugethieren (im Gegensatz zu Amphibien und Reptilien) zerfällt nicht nur der Vorhof in zwei getrennte Abtheilungen, sondern auch der Ventrikel. Jeder von den beiden Ventrikeln, an deren Innenwänden eine trabeculäre Muskulatur (Musculi pectinati, papillares und Chordae tendineae) vorspringt, communicirt mit einem aus der Theilung des Truncus arteriosus hervorgegangenen Gefäss, das man als **Aorta** [2]) und **Arteria pulmonalis** bezeichnet. So wäre also aus dem ursprünglich zweigetheilten Herz ganz allmälig ein viergetheiltes hervorgegangen und zugleich ist es unter gleichzeitiger Herausbildung eines eigentlichen Halses aus der Gegend hinter dem Kopf (Fische, Dipnoër, die meisten Amphibien) bei den Amnioten in die Brusthöhle hinabgerückt. Ganz derselbe Lagewechsel vollzieht sich in der individuellen Entwicklung der letzteren.



Ich habe oben schon vorübergehend des das Herz umhüllenden Sackes, des Pericardiums oder Herzbeutels, Erwähnung gethan und es ist jetzt Zeit, auch auf seine Entwicklung noch kurz einen Blick zu werfen.

Bei allen Wirbelthieren liegt das Herz anfangs frei in der Leibeshöhle, indem sich nun aber später durch Bildung eines horizontalen, die Ductus Cuvieri (vgl. unten) tragenden, von der Somato- zur Splanchnopleura sich erstreckenden Septums (Fig. 517), ein Theil der letzteren als besonderer Hohlraum absackt, entsteht daraus das Cavum pericardii [3]). Eine Verbindung zwischen letzterem und dem Leibesraum erhält sich bei

Fig. 517. Querschnitt durch den Rumpf eines Scylliumembryos. Nach Balfour.

Die Abbildung zeigt die Scheidung der Leibeshöhle von der Pericardialhöhle durch eine horizontale Scheidewand, in welcher der Ductus Cuvieri verläuft; links ist der enge Canal zu sehen, welcher die beiden Höhlen noch verbindet.

sp.c Rückenmarksrohr, *W* weisse Substanz des Rückenmarks, *pr* Längscommissur der hinteren Nervenwurzeln, *ch* Chorda, *x* subchordaler Strang, *ao* Aorta, *sv* Sinus venosus, *cav* Cardinalvene, *ht* Herz, *pp* Leibeshöhle, *pc* Pericardialhöhle, *oes* solider Oesophagus, *l* Leber, *mp* Muskelplatte.

---

1) Das bei den Vögeln nicht vorkommende dritte Gefäss setzt sich bei Reptilien in den linken Aortabogen fort.

2) Auffallenderweise entstehen die primitiven Aorten unabhängig vom Herzen und zwar dadurch, dass von der Peripherie kommende (segmental angeordnete?) Gefässsprossen gegen die Mittellinie vordringen, hier nach hinten und vorne umbiegen, und dann mit einander zu Längsstämmen confluiren.

3) Die rechts und links von der Pericardialhöhle gelegenen Abschnitte der Leibeshöhle verschwinden bei Fischen, während sie bei höheren Formen an Umfang gewinnen und dann die Lungen umschliessen, welche in das vor der Leibeshöhle liegende Mesoderm hineinsprossen (Balfour).

vielen Fischen (Elasmobranchiern, Acipenser, Ammocoetes u. s. w.) zeitlebens (Balfour).

Bezüglich der genaueren Details verweise ich auf die Erklärung der Fig. 517.

Aehnlich wie das Herz legen sich auch die grösseren Gefässe als Aushöhlungen, d. h. als Spalträume im mesodermalen Gewebe an; solide Stränge bilden, noch bevor die Circulation eingeleitet ist, mit ihren peripheren Zelllagen die Gefässwände, während die central liegenden frei und zu allmälig sich färbenden Blutkörperchen werden [1]).

Die kleineren Blutgefässe scheinen durch Canalisation von Zellen zu entstehen, auch handelt es sich um einen von den Zellen der Gefässwände ausgehenden Sprossungsvorgang mit secundärer Aushöhlung seitens des an- und eindringenden Blutes.

Der foetale Kreislauf.

Es mag hier der passende Ort sein, um den foetalen Kreislauf in seinen Grundzügen einer Betrachtung zu unterwerfen, denn erst durch dessen Kenntniss wird uns ein klarer Einblick in die oft sehr verwickelten Blutbahnen des erwachsenen Thierkörpers ermöglicht.

Arteriensystem.

In der Foetalzeit jedes Wirbelthieres begegnen wir einer, in der ventralen Mittellinie liegenden, Vorwärtsverlängerung des Truncus arteriosus, welche, unter dem Schlund liegend, nach beiden Seiten eine Anzahl von Aesten abgiebt.

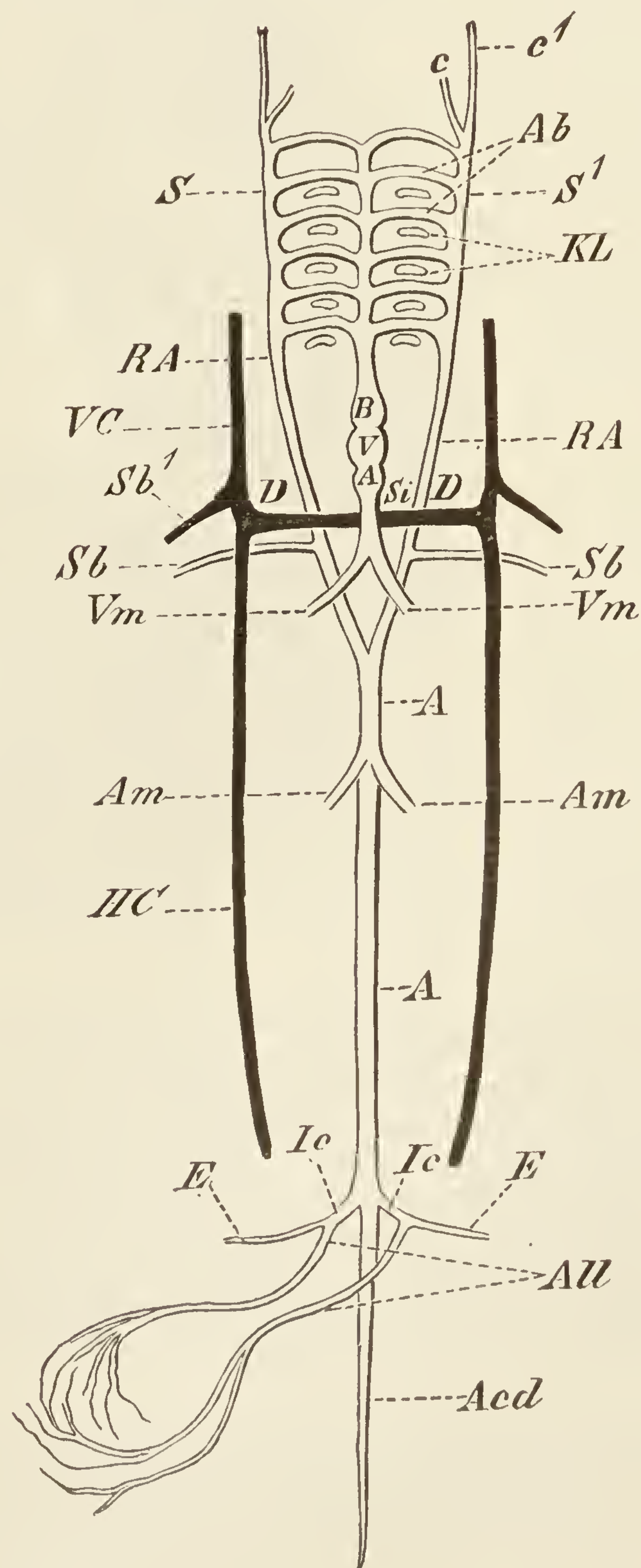


Fig. 518. Schematische Darstellung des embryonalen Gefässsystemes.

A, *A* Aorta abdominalis, *RA*, *RA* Radix dextra et sinistra Aortae, welche mittelst der Sammelgefässe *S*, *S*¹ aus den Branchialgefässen *Ab* hervorgehen, *c*, *c*¹ die Carotiden, *Sb* Arteria subclavia, *KL* Kiemenlöcher, *Si* Sinus venosus, *A* Atrium, *V* Ventrikel, *B* Bulbus arteriosus, *Vm* Venae omphalo-mesentericae, *Am* Arteriae omphalo-mesentericae, *Ic*, *Ic* Arteriae iliacae communes, *E*, *E* Arteriae iliacae externae, *All* Allantois-Arterien (Art. hypogastricae), *Acd* Arteria caudalis, *VC*, *HC* Vordere und hintere Cardinalvenen, die bei *Sb*¹ die Vena subclavia aufnehmen und dann in die Ductus Cuvieri *D*, *D* confluiren.

---

1) In Anbetracht jener Spalträume kann man an andere Hohlraum- oder Spaltbildungen des Körpers (Pleuro-peritonealhöhle, Drüsen, Gehörlabyrinth) denken. Hier

Letztere zeigen eine symmetrische Anordnung und richten sich in ihrer Zahl nach der Anzahl der Kiemenbogen, d. h. sie ziehen als **Arteriae branchiales** (Fig. 518, *Ab*) letzteren entlang, wenden sich mit ihnen dorsalwärts und vereinigen sich über dem Schlund jederseits zu einem gemeinsamen Stamme (S, S^1).

Die Stämme beider Seiten geben Gefässe an den Kopf ab (c, c^1) und nehmen dann ihren Lauf rückwärts und zugleich medianwärts, bis sie sich als Radix dextra und sinistra Aortae (*RA, RA*) unterhalb der Chorda dorsalis zu einem unpaaren grossen Rückengefäss, der **Aorta abdominalis**, vereinigen (*A*). Entweder schon vor oder erst hinter dieser Vereinigungsstelle entspringt eine paarige Subclavia für die Vorderextremitäten (*Sb, Sb*) und dasselbe gilt auch für den Ursprung der **Dotterarterien** (*Am*) (**Arteriae omphalo-mesentericae**), die, je nachdem, paarig oder nur unpaar vorhanden sein können (Fig. 519,

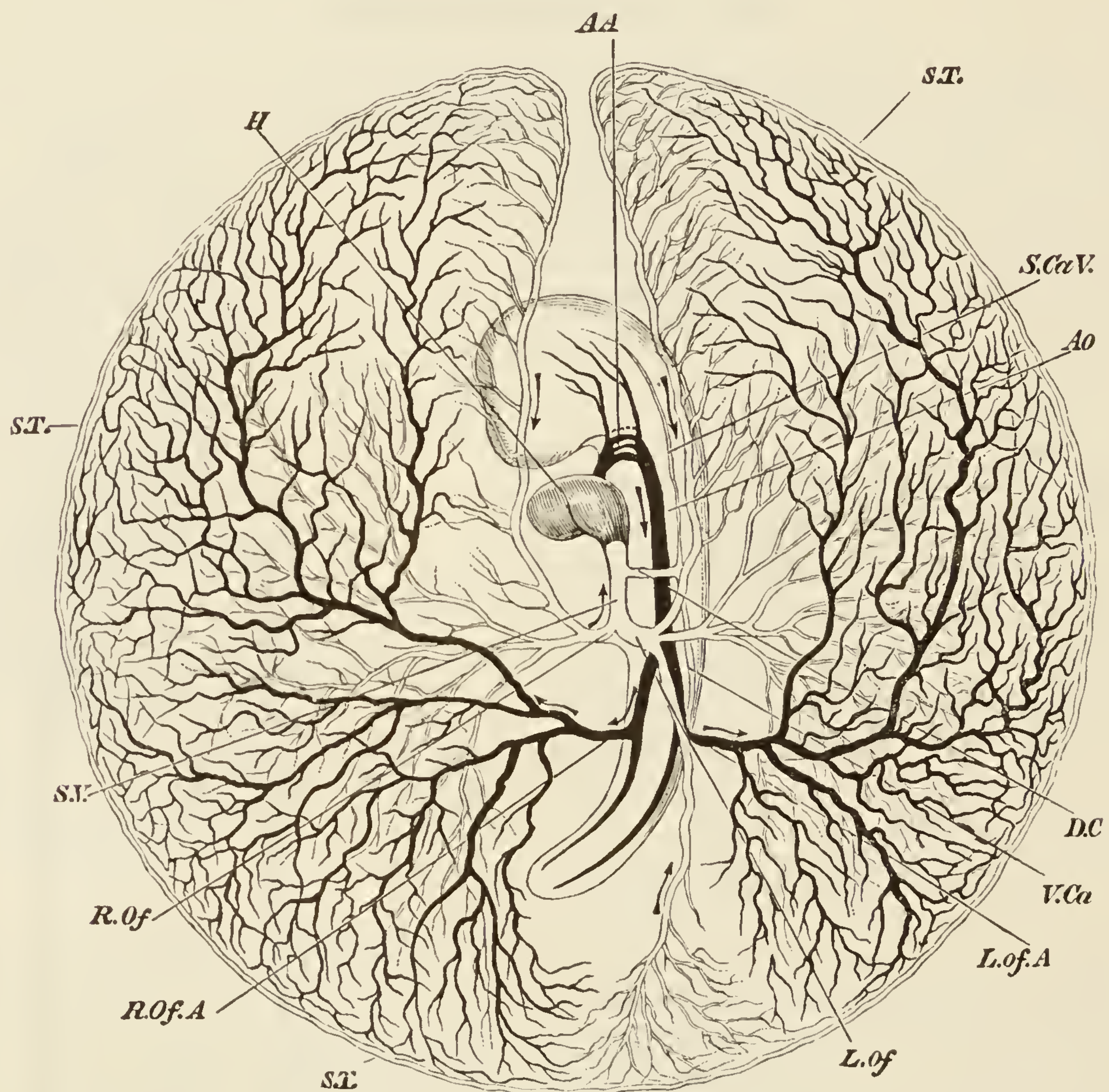


Fig. 519. Schema des Gefässsystems des Dottersackes vom Hühnchen am Ende des dritten Brüttages. Nach Balfour.

H Herz, *AA* zweiter, dritter und vierter Aortenbogen; der erste ist in seinem Mittelstück obliterirt, setzt sich aber von seinem proximalen Ende aus in die äussere, von seinem distalen Ende aus in die innere Carotis fort; *AO* Rückenaorta; *L.Of.A* Linke, *R.Of.A* rechte Dotterarterie; *S.T* Sinus terminalis; *L.Of* Linke, *R.Of* rechte Dottervene; *S V* Sinus venosus; *D C* Ductus Cuvieri; *S.Ca.V* obere, *V.Ca* untere Cardinalvene. Die Venen sind in doppelten Contouren angegeben, die Arterien schwarz. Die ganze Keimhaut ist vom Ei abgelöst und in der Ansicht von unten dargestellt. Daher erscheint rechts, was eigentlich links ist, und umgekehrt.

---

wie dort ist die Ursache der Canalisirung auf eine Flüssigkeitsausscheidung zwischen compacte Zellmassen zurückzuführen (Kölliker).

Was die Entstehung der Blutkörperchen betrifft, so ist dies eine viel discutirte und noch keineswegs mit Sicherheit zu beantwortende Frage.

R.Of.A, L.Of.A)[1]). Aus ihnen wird später die Haupteingeweidearterie.

Weiter nach hinten entspringen bei höheren Typen aus der Aorta die **Allantoisarterien** (Fig. 518, *All*), aus denen, beim Auftreten einer hinteren Extremität, die für letztere bestimmten Arteriae iliacae externae (*E, E*) hervorsprossen, während sie selbst in die für die Beckeneingeweide bestimmten Arteriae hypogastricae übergehen. Dann gewinnt die Arteria iliaca externa das Uebergewicht und erscheint nun als Hauptfortsetzung der Arteria iliaca communis (*Ic*).

Die axiale Fortsetzung[2]) der Aorta wird durch die Schwanzarterie (**Arteria caudalis**) dargestellt (Fig. 518, *Acd*).

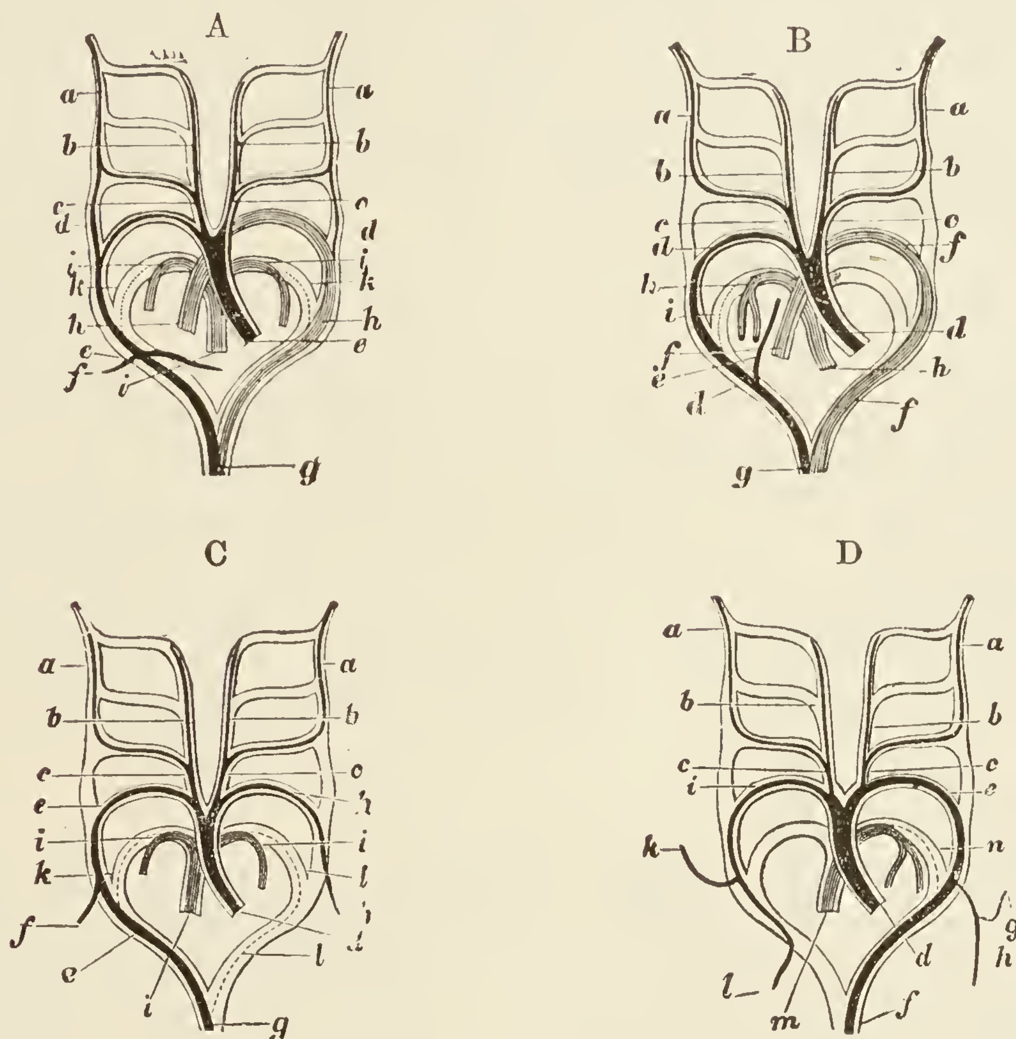


Fig. 520. Schematische Darstellung der Metamorphose der Arterienbogen: ***A*** bei der Eidechse, ***B*** bei der Natter, ***C*** beim Vogel und ***D*** beim Säugethier. (Nach Rathke). Ansicht von unten.

A. *a* innere, *b* äussere Carotis, *c* Carotis communis, *d* Ductus Botalli zwischen dem dritten und vierten Bogen, *e* rechter Aortenstamm, *f* Subclavia, *g* Rückenaorta, *h* linker Aortenstamm, *i* Lungenarterie, *k* Rudiment des Ductus Botalli zwischen der Lungenarterie und dem System der Rückenaorta.

B. *a* innere, *b* äussere Carotis, *c* Carotis communis; *d* rechter Aortenstamm, *e* Vertebralarterie, *f* linker Stamm der Rückenaorta, *h* Lungenarterie, *i* Ductus Botalli derselben.

C. *a* innere, *b* äussere Carotis, *c* Carotis communis, *d* Körperaorta, *e* vierter Bogen der rechten Seite (Aortenwurzel), *f* rechte Subclavia, *g* Rückenaorta, *h* linke Subclavia (vierter Bogen der linken Seite), *i* Lungenarterie, *k* und *l* rechter und linker Ductus Botalli der Lungenarterien.

D. *a* innere, *b* äussere Carotis, *c* Carotis communis, *d* Körperaorta, *e* vierter Bogen der linken Seite (Aortenwurzel), *f* Rückenaorta, *g* linke Vertebralarterie, *h* linke Subclavia, *i* rechte Subclavia (vierter Bogen der rechten Seite), *k* rechte Vertebralis, *l* Fortsetzung der rechten Subclavia, *m* Lungenarterie, *n* Ductus Botalli derselben.

---

1) Bei Säugethierembryonen finden sich an Stelle eines einzigen Paares von Dotterarterien viele Paare.

2) In dieser frühen embryonalen Zeit handelt es sich noch um keine Kiemen- oder

Die obengenannten Kiemenbogenarterien, welche nur bei den Anamnia zu physiologischer Bedeutung gelangen, sind ursprünglich jederseits in der Sechszahl vorhanden zu denken und lassen sich von vorne nach hinten als Mandibular- und Hyoidarterie, sowie als vier Branchialarterien im engeren Sinne unterscheiden. Die beiden ersteren spielen aber, da sich in ihrem Bereich keine oder doch nur rudimentäre Kiemen entwickeln, den eigentlichen Branchialarterien gegenüber nur eine untergeordnete Rolle und erfahren schon innerhalb der Fischreihe Umbildungen, beziehungsweise Reductionen.

Bei den Amphibien kommt die Mandibularterie nie mehr zur Entwicklung und auch die Hyoidarterie ist unvollständig, indem sie nur als künftige Zungenarterie mit den Kopfarterien in Verbindung steht, ohne sich an die Rückenaorta anzuschliessen. So kommen also bei Amphibien nur vier Kiemenarterien zur Entwicklung. Ueber ihr Verhalten, sowie über ihre Schicksale bei erwachsenen Thieren werde ich im speciellen Theil genaue Mittheilungen geben. Ebendaselbst werde ich auch auf die Verhältnisse der, in dieser Hinsicht noch bedeutenderen Reductionen unterliegenden Amnioten näher einzutreten haben. Für jetzt will ich nur noch erwähnen, dass bei allen Amnioten fünf Gefässbogen zur Anlage kommen, nämlich der Mandibular-, der Hyoid- und drei Kiemenbogen, der hinterste (sechste) ist definitiv verschwunden und keiner der fünf vorhandenen funktionirt mehr (in Ermanglung von Kiemen), als Kiemenarterie (Balfour, Götte).

Die beiden vordersten Kiemenarterien, d. h. die des Mandibular- und Hyoidbogens gehen, soweit sie den Truncus mit dem Sammelgefäss verbinden, frühzeitig zu Grunde und zwar in der Regel noch, bevor die Arterien der hinteren Bogen vollständig entwickelt sind. So wird also, was vorne ausfällt, von hinten her durch die Entwicklung neuer Bogen ergänzt.

Venensystem.

In seiner frühesten Anlage besteht das Venensystem aller Fischembryonen aus der sogenannten **Subintestinalvene**, d. h. aus einem einfachen Venenstamm, welcher an der ventralen Circumferenz des Darmes in dessen ganzer Ausdehnung verläuft. Bei den meisten Fischen verkümmert ihr vorderer Abschnitt, bei Petromyzonten aber und ebenso in der Spiralklappe mancher Selachier erhält sie sich und dies gilt in noch viel höherem Grade für den Amphioxus, worauf ich später zurückkommen werde [1]).

Die Subintestinalvene schickt einen Ast zum Dottersack und wird späterhin von der Leber umwachsen, innerhalb deren sie sich in ein Capillarnetz auflöst, das sein Blut in dieser Zeit grösstentheils aus dem Dottersack bezieht. Zu diesem so gebildeten Pfortadersystem treten dann im weiteren Lauf der Entwicklung noch Haut-, Eingeweide- und hie und da auch Genitalvenen hinzu (Balfour). Die eben erwähnten Hautvenen, wie sie den Myxinoiden und zahlreichen Knochenfischen zukommen, entsprechen der vorderen Abdominalvene (Vena epigastrica) der höheren Typen (Balfour).

Lungenathmung, sondern der Gasaustausch wird durch die Gefässe des Dottersackes und der Allantois vermittelt. Ueber die genaueren Details des Kiemenkreislaufs werde ich später zu handeln haben.

1) Nach Balfour repräsentirt die Subintestinalvene einen der ursprünglichen Längsstämme der wurmförmigen Vorfahren der Wirbelthiere.

Erst nach dem Erscheinen der Subintestinalvene, und zwar zu der Zeit, wo sie bereits in der Rückbildung begriffen ist, tritt ein zweites Venensystem, die sogenannten **Cardinalvenen**, auf. Letztere stellen das zuerst auftretende Venensystem aller über den Fischen stehenden Wirbelthiere dar, indem bei ihnen die Subintestinalvene überhaupt nie mehr zu voller Ausbildung gelangt.

Man unterscheidet zwei vordere und zwei hintere Cardinalvenen, wovon die ersteren, welche das Blut vom Hals und Kopf zurückführen, auch Venae jugulares genannt werden. Beide vereinigen sich jederseits zu einem queren Gefäss, dem **Ductus Cuvieri**, welcher in den Sinus venosus einmündet (Fig. 521, *D*, *D*). Die hinteren Cardinalvenen liegen dorsalwärts vom Wolff'schen Körper und beziehen ihr Blut hauptsächlich aus diesem Organ und aus den Körperwandungen. Nach hinten hängen sie bei sehr vielen Fischen mit der Vena caudalis zusammen und zwischen beide kann, indem sich der Verbindungsast in ein Capillargefässnetz auflöst, ein **Nierenpfortadersystem** eingeschoben sein.

Wenn nun auch die Embryonen aller höherer Typen anfangs im Allgemeinen dieselbe Beschaffenheit des Venensystems zeigen, wie die Fische, so verkümmert doch bald die Hauptmasse der hinteren Cardinalvenen, indem sich nur der vorderste und hinterste Abschnitt erhält. Letzterer wird zur Beckenvene (Vena hypogastrica) und mit dem ersteren verbinden sich zwei neu entstandene Venen, die man als hintere Vertebralvenen, oder als Azygos und Hemiazygos bezeichnet und die mit den Intercostal- und Lumbalvenen im Zusammenhang stehen.

Während sich aus dem System der vorderen Cardinal- (Ju-

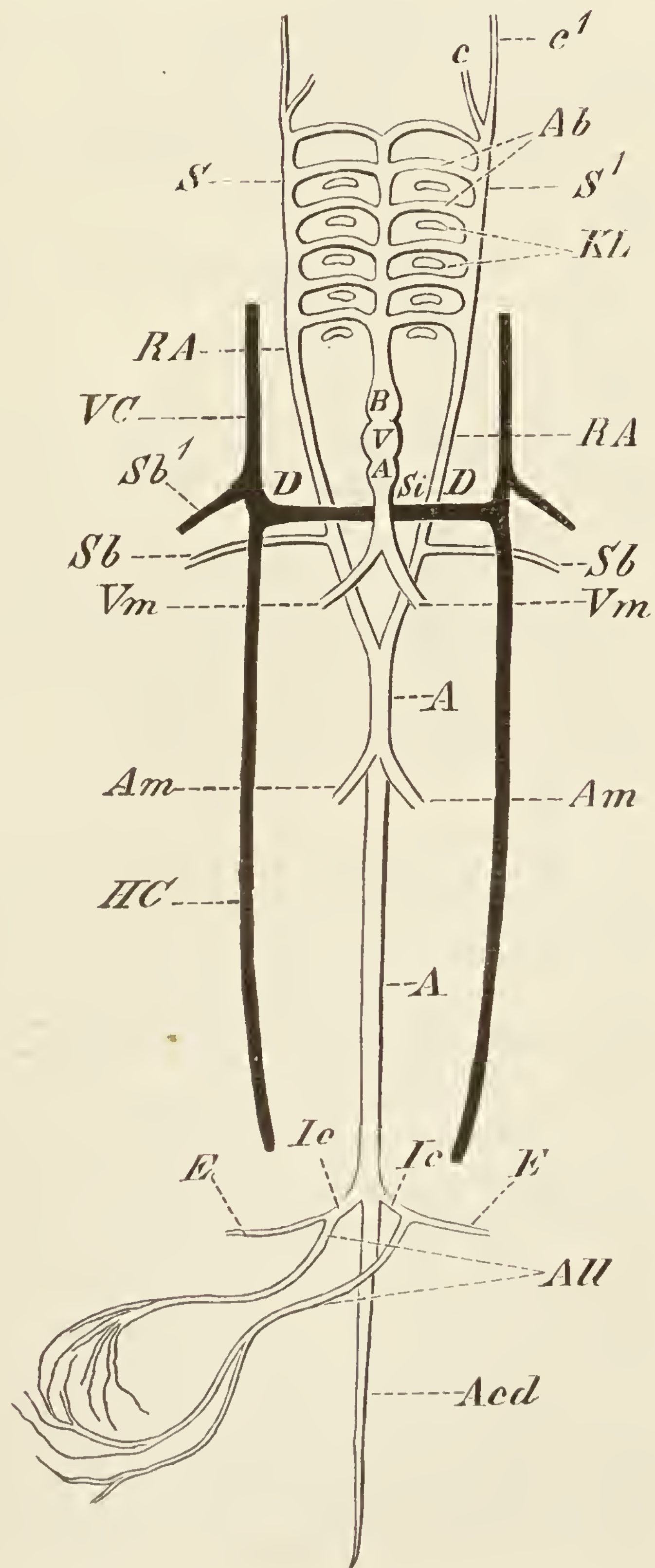


Fig. 521. Schematische Darstellung des embryonalen Gefässsystemes.

A, *A* Aorta abdominalis, *RA*, *RA* Radix dextra et sinistra Aortae, welche mittelst der Sammelgefässe *S*, *S*¹ aus den Branchialgefässen *Ab* hervorgehen, *c*, *c*¹ die Carotiden, *Sb* Arteria subclavia, *KL* Kiemenlöcher, *Si* Sinus venosus, *A* Atrium, *V* Ventrikel, *B* Bulbus arteriosus, *Vm* Venae omphalo- mesentericae, *Am* Arteriae omphalomesentericae, *Ic*, *Ic* Arteriae iliacae communes, *E*, *E* Arteriae iliacae externae, *All* Allantois-Arterien (Art. hypogastricae), *Acd* Arteria caudalis, *VC*, *HC* Vordere und hintere Cardinalvenen, die bei *Sb*¹ die Vena subclavia aufnehmen und dann in die Ductus Cuvieri *D*, *D* confluiren.

gular-) Venen zusammen mit den Venae subclaviae die vorderen **Hohlvenen** herausbilden, spielt an Stelle der reducirten hinteren Cardinalvenen ein neues Gefäss, die Vena cava inferior eine sehr bedeutende Rolle und ausserdem sind von den Amphibien an **Lungenvenen** aufgetreten.

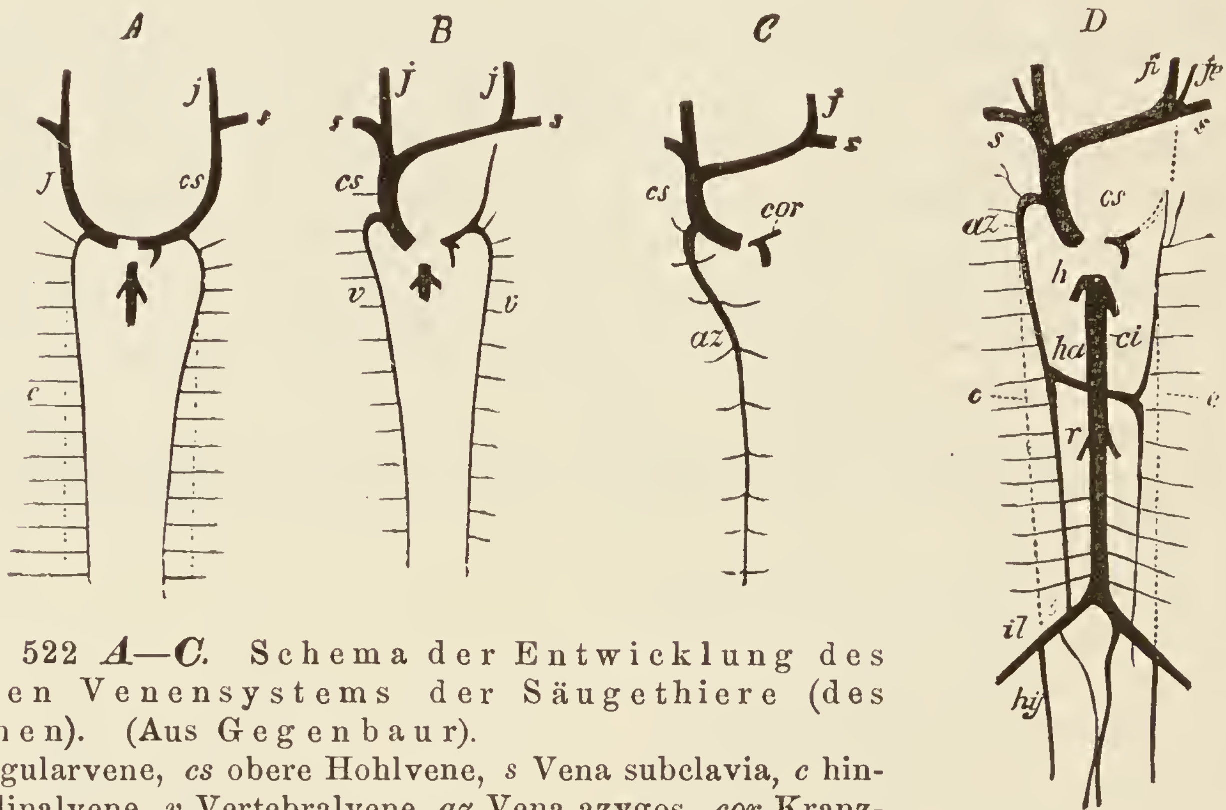


Fig. 522 *A—C.* Schema der Entwicklung des paarigen Venensystems der Säugethiere (des Menschen). (Aus Gegenbaur).

j Jugularvene, *cs* obere Hohlvene, *s* Vena subclavia, *c* hintere Cardinalvene, *v* Vertebralvene, *az* Vena azygos, *cor* Kranzvene.

A. Stadium, wo die Cardinalvenen bereits verschwunden sind. Ihre Lage wird dnrch punktirte Linien angedeutet.

B. Späteres Stadium, wo das Blut der linken Jugularvene in die rechte übergeführt wird, um die einfache obere Hohlvene zu bilden; ein Ueberbleibsel der linken oberen Hohlvene ist jedoch noch vorhanden.

C. Stadium nach dem Verschwinden der linken Vertebralvene, wo die rechte Vertebralis als Vena azygos übrig bleibt. Die Kranzvene erhält sich als letzter Rest der linken oberen Hohlvene.

D. Schema der Hauptvenenstämme des Menschen. (Aus Gegenbaur). *cs* Vena cava superior, *s* Subclavia, *ji*, *je* innere, äussere Jugularis, *az* Vena azygos, *ha* Vena hemiazygos, *c* punktirte Linien, die frühere Lage der Cardinalvenen andeutend, *ci* untere Hohlvene, *r* Nierenvenen, *il* Iliaca, *hg* Venae hypogastricae, *h* Lebervenen.

Die punktirten Linien bezeichnen überhaupt die Lage von embryonalen Gefässen, die beim Erwachsenen verschwinden.

Bei Amphibien und Reptilien existirt ein **Nierenpfortadersystem,** welches zwischen die untere Hohlvene einer-, sowie die Venen der Hinterextremitäten und die hinteren Abschnitte der Cardinal- (Caudal-) Venen andrerseits eingeschoben erscheint. Bei Vögeln und Säugern legt es sich nicht mehr an und damit ist eine directe Verbindung zwischen den genannten Venensystemen erzielt.

Ausser diesem Nierenpfortadersystem besteht noch ein **Leberpfortadersystem,** das auf folgende Weise zu Stande kommt.

In früher embryonaler Zeit ergiessen sich die Dottervenen (Fig. 519, *R.Of, L.Of*) in den Sinus venosus des Herzens, welcher auch die Vena cava inferior aufnimmt. Letztere bezieht ihr Blut aus dem hinteren Körperende und den Nieren.

Indem nun der gemeinsame Stamm der Dottervenen die Leber durchbohrt, zweigen sich von ihm in die Lebersubstanz hinein die beiden Gruppen der Venae advehentes und revehentes ab.

Mit dem Auftreten der Allantois erhält die Dottervene eine

Blutzufuhr durch die Allantois- oder Nabelvene, die den vorderen Abdominalvenen der niederen Typen entspricht (Fig. 523, *U*). Eine weitere Zufuhr erfolgt von Seiten des venösen Systems, welches sich im

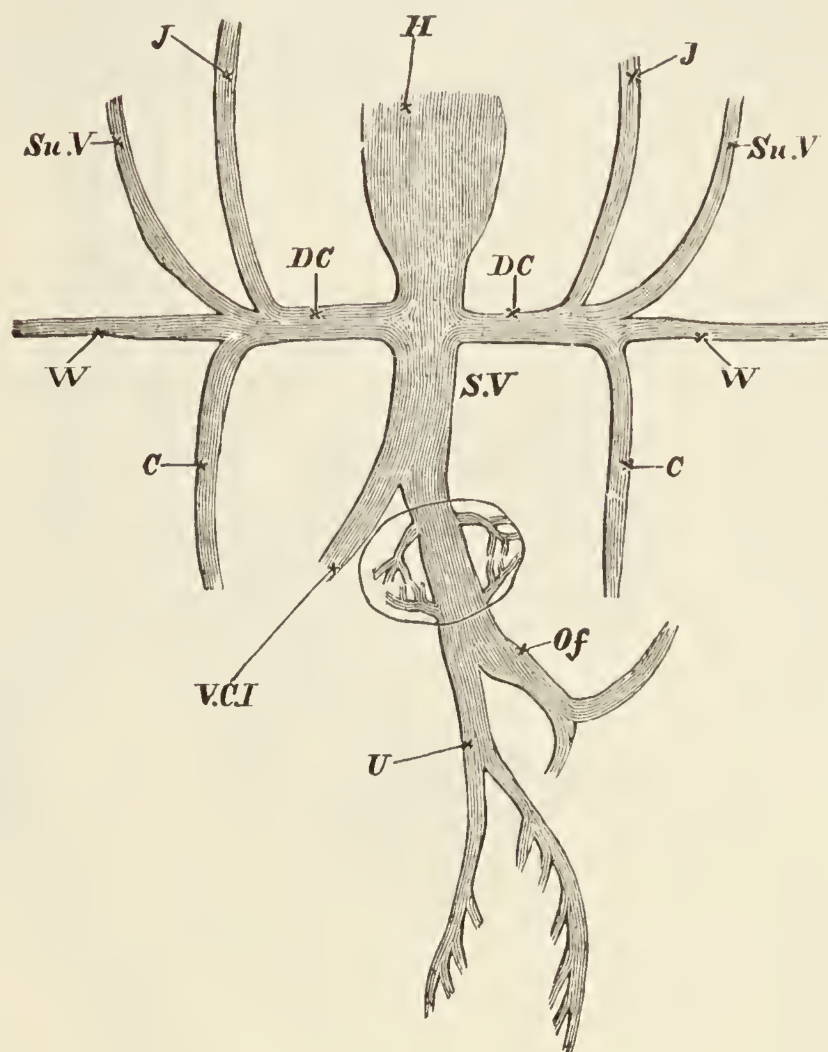


Fig. 523. Schema des venösen Kreislaufs eines Hühnchens vom Anfang des fünften Tages. Nach Balfour.

H Herz, *DC* Ductus Cuvieri, in denselben mündet auf jeder Seite die Jugularvene *J*, die obere Vertebralvene *Su.V*, die Flügelvene *W* und die untere Cardinalvene *C*, *S.V* Sinus venosus, *Of* Dottervene, *U* Allantoisvene, die in diesem Stadium Aeste zur Körperwand abgibt, *V.C.I* Vena cava inferior.

Bereich des Darmes entwickelt: eine Mesenterialvene vereinigt sich mit der Dotter- und Allantoisvene (Fig. 524, *M*). Aus diesen drei Gefässen bildet sich nun die **Pfortader**, welche innerhalb der Lebersubstanz theils in Venae advehentes und revehentes zerfällt, theils als **Ductus venosus Arantii** in directem Zug die Vena cava inferior erreicht (Fig. 524, *DV*). So lange letztere noch klein und unbedeutend ist, münden sämmtliche, das Blut aus der Leber zurückführende Venae revehentes in jenen Ductus venosus ein, später aber, nachdem die Cava ein grosses Gefäss geworden ist, schwenken jene Gefässe vom Ductus venosus ab und münden unter der Form der sogenannten Venae hepaticae direct in die Vena cava inferior. Der Ductus venosus mündet dann höher oben selbständig in die Cava ein.

Nachdem endlich der Ductus venosus sich ebenfalls geschlossen hat, fliesst alles Pfortaderblut durch die Leber hindurch direct zur Cava.

Damit befinden sich die Kreislaufsverhältnisse des Foetus immer noch in einem Stadium der Indifferenz, d. h. es sind von hier an noch drei Wege der Weiterentwicklung möglich.

Entweder verlässt jetzt der Embryo das Ei und bedient sich als Wasserbewohner seiner Branchialgefässe, wird also kiemenathmend und verwendet seine gesammte Allantois zur definitiven Harnblase (Amphibien), oder aber er wird, bei terrestrischer Lebensweise (Sauropsiden), ein Lungenathmer, erfährt dem entsprechend eine Modification, beziehungsweise eine Reduction seiner Bran-

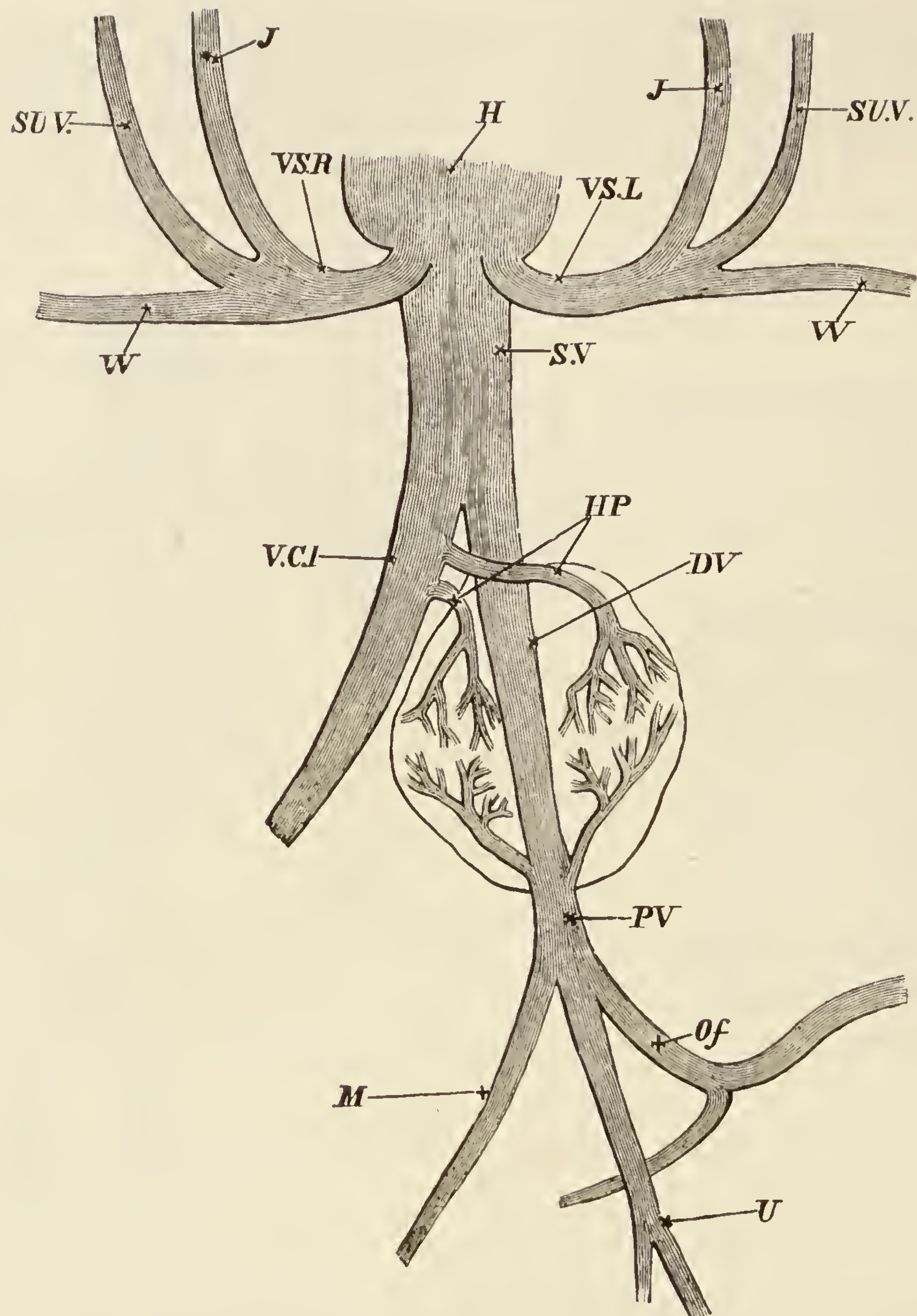


Fig. 524. Schema des venösen Kreislaufs eines Hühnchens aus den spätern Brüttagen. Nach Balfour.

H Herz, *VS.R* und *VS.L* rechte und linke obere Hohlvene, *S.V* Sinus venosus. Die beiden Venae cavae superiores sind die ursprünglichen „Ductus Cuvieri"; sie münden noch in den Sinus venosus und nicht unmittelbar ins Herz. *J* Jugularvene, *SU.V* vordere Vertebralvene, *W* Vene des Flügels, *V.C.I* Vena cava inferior, *HP* Lebervenen, *DC* Ductus venosus, *PV* Pfortader, *M* Vena mesenterica, welche das Blut der Gedärme der Pfortader zuführt, *Of* Dottervene, *U* Allantoisvene. Diese drei letzten vereinigen sich zur Bildung der Pfortader.

chialgefässe und seiner Allantois, welch' letztere sich sogar ganz zurückbilden und schwinden kann (gewisse Reptilien, alle Vögel).

Die dritte Möglichkeit endlich ist die, dass der Embryo noch längere Zeit ein intrauterines Leben führt und dass seine Allantoisgefässe, unter Bildung der Chorionzotten, in die Uteruswand einwuchern, um dort die innigsten, auf den Gasaustausch und auf die foetale Ernährung berechneten Beziehungen zu dem mütterlichen Gefässsystem zu gewinnen. Kurz es kommt zur Bildung eines **Placentarkreislaufes**, eines **Mutterkuchens (Placenta).**

Diese höchste Entwicklungsstufe erreichen die Embryonen sämmtlicher Säugethiere mit Ausnahme der Monotremen und Marsupialier, und aus diesem Grunde stellt man diese beiden letztgenannten Gruppen als **Aplacentalia** den übrigen Säugethieren als den **Placentalia** gegenüber. Bei den letzteren besteht also die Hauptaufgabe der Allantois darin, als Transportmittel der foetalen Gefässe an die

mütterliche Uteruswand zu dienen, und ist dadurch das Zustandekommen der Placenta gesichert, so geht jene einen Rückbildungsprocess ein. Ihr ausserhalb des Foetus gelegener Abschnitt geht ganz zu Grunde, während der intraabdominale Rest theils zu einem soliden, bindegewebigen Strang **(Urachus)**, theils zur definitiven Harnblase **(Vesica urinaria)** und zu deren Ausführungsgang **(Urethra)** wird. (Vergl. das Capitel über den Urogenitalapparat).

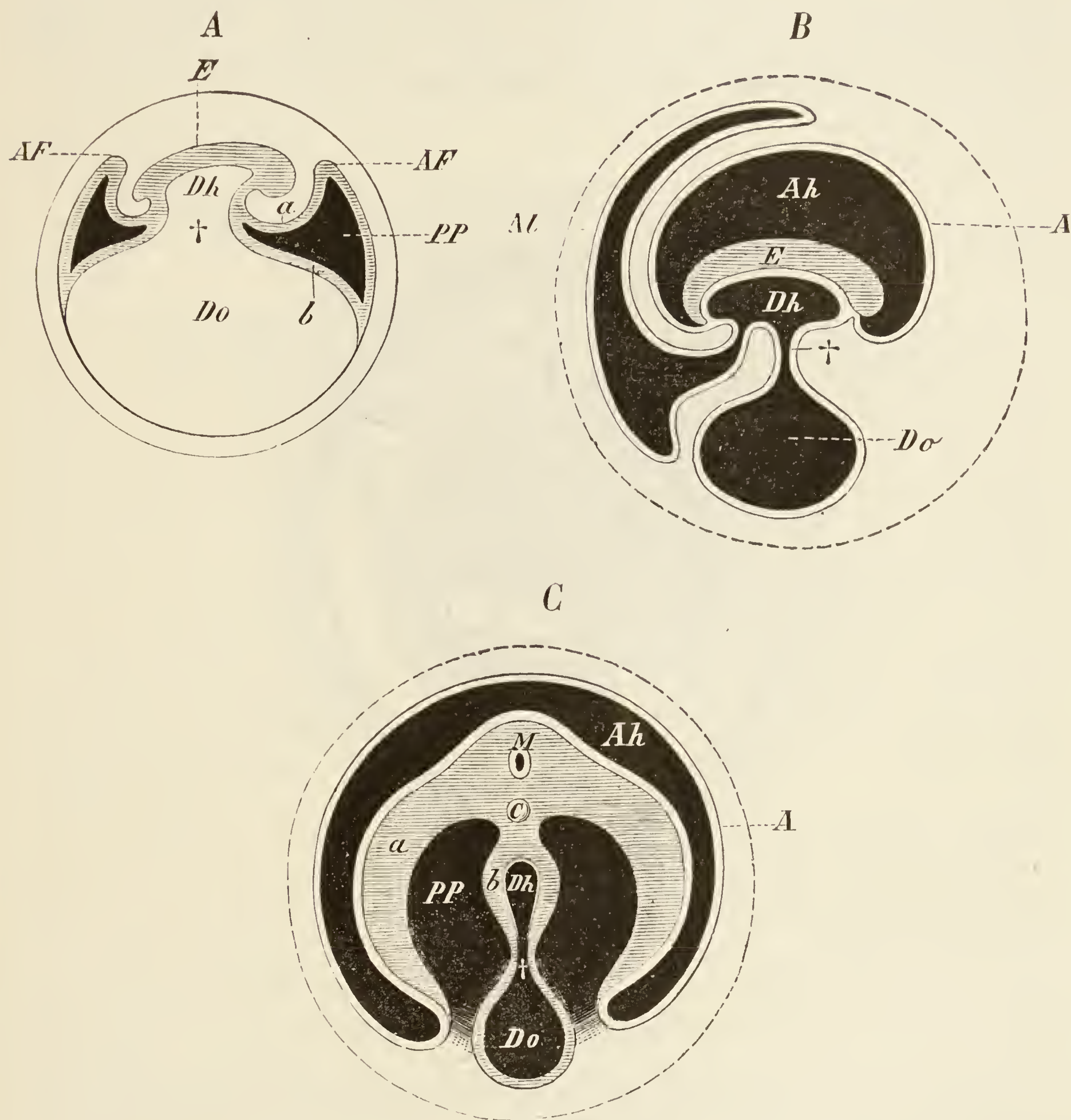


Fig. 525 *A, B, C.* Bildung des Körper- und Darmnabels. Schema. *A* und *B* stellen einen Längs-, *C* einen Querschnitt dar. *E* Embryo, *Dh* Darmhöhle, *Do* Dottersack, † Ductus vitello-intestinalis, *PP* Pleuro-peritoneal —, *Ah* Amnionhöhle, *AF* Amnionfalte, *A* Amnion, *Al* Allantois, *a* u. *b* Somato- und Splanchnopleura, *M* Medulla spinalis, *C* Chorda dorsalis.

Was die oben nur kurz berührten Gefässverhältnisse der Säugethier-Placenta betrifft, so gestalten sie sich im Einzelnen folgendermaassen. Die aus einer Ausstülpung des Enddarmes (Fig. 525 **B**, *Al*) hervorgehende Allantois zieht sich weiter und weiter aus und ragt mit ihrem reich vascularisirten blasenartigen Ende in den vom Amnion, dem Dottersack und der serösen Hülle umschlossenen Raum

hinein. In einem weiteren Entwicklungsstadium legt sich die Allantois an die seröse Hülle an und während ihr innerer, vom Entoderm abstammender (epithelialer) Theil allmälig schwindet, breitet sich ihre äussere gefässhaltige Lage längs der ganzen inneren Oberfläche der serösen Hülle aus und verschmilzt mit ihr zu einer gefässhaltigen Haut, dem **Chorion.**

Während dieses Vorganges wird der Dottersack immer kleiner, wogegen das mit Flüssigkeit sich füllende Amnion dem Chorion sich anlegt und zugleich eine Hülle um die Allantois- (Nabel-) Gefässe und um den ebenfalls Gefässe führenden Dottergang herumbildet, welche Theile zusammen den **Nabelstrang (Funiculus umbilicalis)** darstellen (Kölliker).

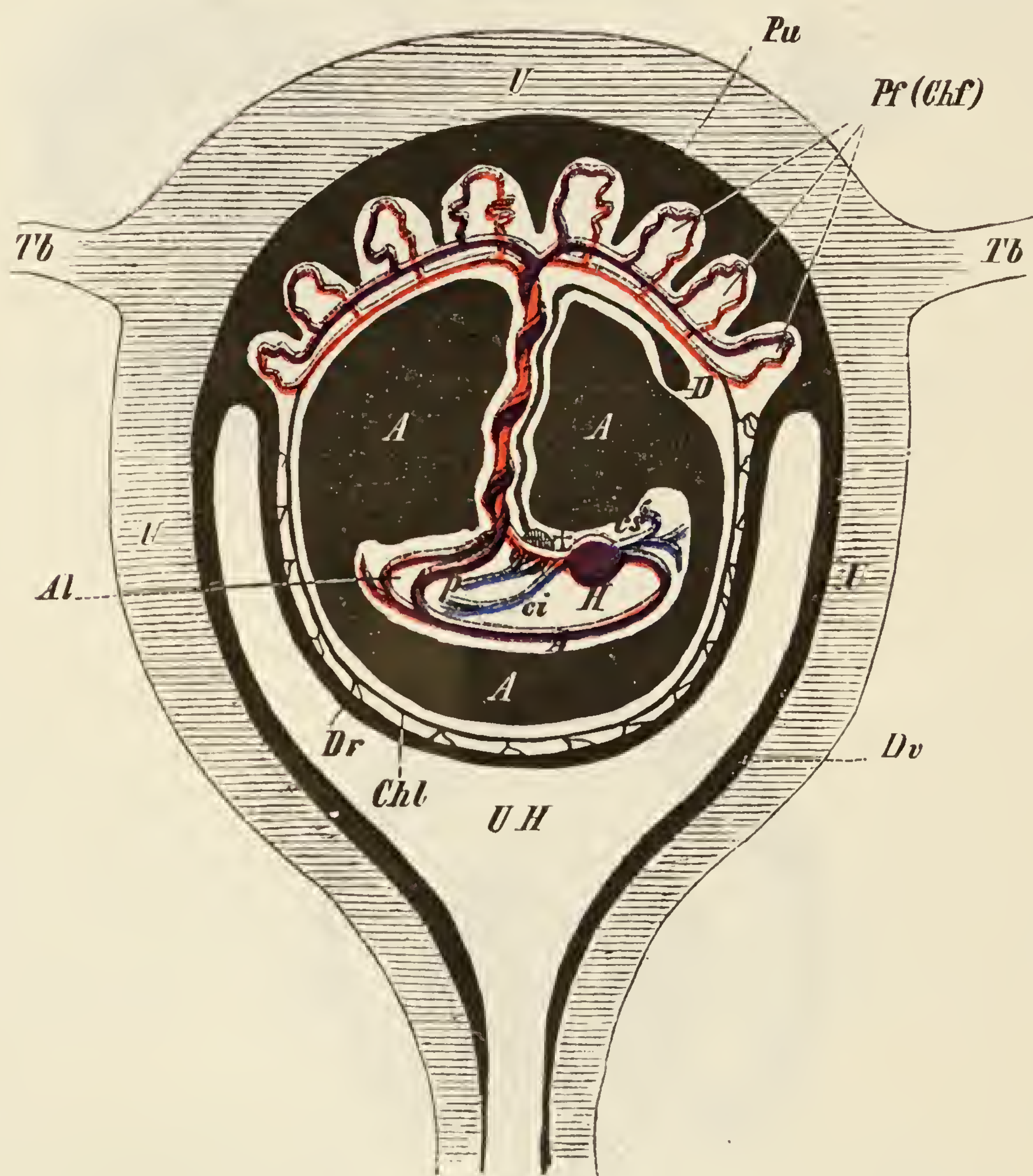


Fig. 526. Schematisches Durchschnittsbild durch den schwangeren Uterus des Menschen.

U Uterus, *Tb*, *Tb* Tuben, *UH* Uterushöhle, *Dv* Decidua vera, welche bei *Pu* zur Placenta uterina wird, *Dr* Decidua reflexa, *Pf* Placenta foetalis (Chorion frondosum), *Chl* Chorion laeve, *A*, *A* die von einer Flüssigkeit erfüllte Höhle des Amnion.

Innerhalb befindet sich der an der Nabelschnur hängende Embryo. *H* Herz, *Ao* Aorta, *ci* und *cs* Vena cava inferior und superior, *p* Vena portarum, *Al* Allantoisarterien (Art. umbilicalis), † die von der Vena umbilicalis durchsetzte Leber, *D* das rudimentäre Dotterbläschen.

Das anfangs aus ganz gleichmässigen, gefässeführenden Zotten bestehende Chorion zerfällt später in zwei verschiedene Theile, nämlich in das Chorion laeve und das Chorion frondosum. Jenes birgt in seinen spärlichen, wenig verästelten Zotten keine Gefässe und ist mit der

Decidua reflexa verbunden, dieses dagegen besitzt dicht stehende, reichlich verästelte Zotten, welche die Placenta foetalis darstellen. Hier breiten sich die Arteriae und Venae umbilicales, d. h. die Gefässe des Nabelstranges, aus, deren Endsprossen in jene dendritisch verästelten Zotten sich einsenken, bis an ihre äussersten Enden verlaufen und dann in Form einer Capillarschlinge umbiegen, um als Vene wieder hervorzutreten.

Die so beschaffenen Zotten der Placenta foetalis tauchen in wabenartige Räume der Placenta uterina hinein und werden durch septaartige Zwischenwände von einander abgekammert. Auf diese Weise sind die Zotten von dem mütterlichen Gewebe gänzlich umhüllt und werden zugleich von dem Blut der Mutter, das von keinen besonderen Wandungen umschlossen ist, direct umspült, so dass sich der Austausch der Blutgase zu einem für die Frucht überaus günstigen gestaltet.

Beide Theile der Placenta, der foetale und der uterine, sind anfangs von einander trennbar, später aber sind sie aufs innigste zu einer Masse vereinigt.

Im Nabelstrang verlaufen zwei **Arteriae umbilicales**, welche das Blut aus der Aorta zur Placenta hinführen. Dort findet die Oxydation desselben statt, worauf es in einer oder in zwei **Nabelvenen** zum Foetus zurückfliesst [1]). In der Lebergegend theilt sich die Vena umbilicalis in zwei Aeste, wovon sich der stärkere, wie wir schon früher gesehen haben, in einem bestimmten Entwicklungsstadium als Ductus venosus Arantii direct mit der unteren Hohlvene verbindet, während der andere, erst, nachdem er die Capillarität der Leber durchsetzt, also mit dem venösen Pfortaderblut sich gemischt hat, mittelst der Lebervenen zur Vena cava inferior sich begiebt.

Der in den rechten Vorhof des Herzens sich ergiessende, gemischte, wenn auch vorzugsweise arterielle Blutstrom wird durch klappenartige Vorrichtungen in den linken Vorhof abgelenkt, von wo er, nachdem sich ihm der venöse Strom der Lungen beigemischt, in den linken Ventrikel und von hier aus in die Aorta geworfen wird.

Das Blut des Kopfes, des Halses und der oberen Extremitäten gelangt durch die obere Hohlvene ebenfalls in den rechten Vorhof, ergiesst sich aber von hier aus in den rechten Ventrikel, und wird durch den zwischen Aorta und Arteria pulmonalis liegenden Ductus Botalli in die Aorta übergeführt [2]). Jenseits dieser Stelle muss somit diese Mischung des Aortenblutes eine viel venösere sein, als diesseits, wo die überwiegend arterielles Blut führenden, grossen Gefässe für die obere Extremität, den Hals und den Kopf entspringen. In Folge davon stehen die letztgenannten Körpertheile den unteren Körperabschnitten und Organen gegenüber unter sehr viel günstigeren Ernährungsbedingungen, die in erster Linie der Entwicklung des Kopfes, des Gehirnes und der Sinnesorgane zu Gute kommen.

Die foetale Aorta resp. die aus ihr entspringenden Nabelarterien führen also gemischtes Blut und zwar steigert sich dessen venöser Antheil mehr und mehr gegen die Geburt aus folgenden Gründen. Die

---

1) Der ursprünglich ebenfalls im Nabelstrang enthaltene Stiel des Dottersackes resp. die Vasa omphalomesenterica haben ihre Rolle in dem in Frage stehenden Entwickelungsstadium bereits ausgespielt.

2) Nur ein sehr geringer Theil des Blutes der Lungenarterie strömt zu jenem Theil des Darmrohres, in dessen Bereich später die Lungen entstehen.

das venöse Blut entsendenden Organe und Körperabschnitte, welche anfangs noch sehr klein sind, wie z. B. die Leber, sowie die ganze untere Körperhälfte, wachsen immer mehr heran und schicken deshalb immer grössere venöse Blutmengen zur unteren Hohlvene. Dazu kommt, dass mit der allmäligen Herausbildung des Septum atriorum ein Theil des Stromes der unteren Hohlader gegen den rechten Ventrikel abgelenkt wird und sich hier dem vorher rein venösen Strom der Cava superior beimischt. Mit dem Heranwachsen der Lunge haben sich nun die sie ernährenden Zweige der Arteria pulmonalis bedeutend vergrössert, und zwar auf Kosten des Ductus Botalli, der jetzt schon einer allmäligen Reduction entgegengeht. Da aber jetzt die Lungen unter günstigeren Ernährungsbedingungen stehen als vorher, so wachsen sie viel schneller und schicken dem entsprechend auch grössere venöse Blutmassen in den linken Vorhof, beziehungsweise in den linken Ventrikel und in die Aorta. Daraus folgt, dass die von dem Kopftheil der Aorta versorgten Organe jetzt nicht mehr unter so günstigen Ernährungsbedingungen stehen wie vorher, so dass ihr Wachsthum ein langsameres und ein den Organen der unteren Rumpfhälfte aequivalenteres wird.

Alle diese Verhältnisse steigern sich nun in der einmal eingeschlagenen Richtung immer mehr. Der Ductus venosus Arantii tritt gegen die vergrösserte arterielle Zufuhr der Leber immer mehr zurück und die untere Hohlvene erhält in Folge dessen eine grössere Beimengung von venösem Blute. Andererseits führt jetzt die Arteria pulmonalis mehr arterielles Blut als zuvor, weil der grösste Theil des Blutes der unteren Hohlader in die rechte Kammer abgelenkt wird und nur noch ein kleiner Theil in die linke Vorkammer gelangt. Die in immer günstigere Ernährungsverhältnisse gelangenden Lungen wachsen jetzt rascher und schicken deshalb immer grössere venöse Blutmengen zum linken Herzen, beziehungsweise zur Aorta, deren Kopftheil jetzt schon mehr venöses als arterielles Blut führt, während das Aortenblut jenseits des (allerdings schon sehr reducirten) Ductus Botalli wieder eine leichte Verbesserung erfährt. Immerhin aber ist es ungleich venöser geworden als früher, so dass immer kohlensäurereicheres Blut zur Placenta fliesst. In diesem Stadium hat sich also das Verhältniss der Ernährungsbedingungen der oberen und unteren Rumpfhälfte mit ihren Organen geradezu umgekehrt und letztere wachsen jetzt rascher heran.

Endlich, gegen Ablauf der Schwangerschaft, wann der untere Rumpfabschnitt mit seinen Organen das Maximum seiner intrauterinen Entwicklung erreicht hat, steht die Zufuhr von venösem Blut zur unteren Hohlader auf ihrem Höhepunkt und die Ablenkung ihres Stromes in die rechte Kammer ist vollendet [1]).

Das stark gemischte Blut der beiden Hohlvenen geht jetzt durch die Lungenarterie zum grösseren Theil in die Lungen, zum kleineren Theil durch den Ductus Botalli in die Aorta.

Das weitere Verhalten schildere ich mit den eigenen Worten C. Hasses, dessen lichtvolle Darstellung des foetalen Kreislaufes ich auch der eben gegebenen Schilderung zu Grunde gelegt habe.

„Der grösseren Zufuhr zu den Lungen entspricht wieder die grössere Abfuhr venösen Blutes durch die Lungenvenen in die linke Vorkammer

1) Einer näheren experimentellen Untersuchung muss es vorbehalten bleiben, zu entscheiden, ob noch immer der arterielle Blutcharacter in der Cava inferior überwiegt, oder ob das Gegentheil der Fall ist (C. Hasse).

und Kammer und somit müssen, da der Strom der unteren Hohlader von denselben vollkommen abgelenkt ist, dieselben und das Aortensystem das Maximum des venösen Blutes enthalten, bei dem das Leben der Organe eine Weile erhalten werden kann, wie das das Leben des Foetus während der Dauer des Geburtsaktes beweist. Die Asphyxie wird dadurch auf eine Spanne Zeit hintangehalten, dass der Ductus Botalli immerhin noch dem Aortensystem gewisse Quanta von Nährblut zuführt. Ist nun in der Aorta und in den Nabelarterien der venöse Character des Blutes gegen früher wieder vermehrt, so meine ich, steht der Annahme nichts im Wege, dass, da das Blut der Arteriae umbilicales mit dem arteriellen Blute der mütterlichen Placenta zum Zwecke der Oxydation vor Allem in Wechselverkehr tritt, und die Höhe des Kohlensäuregehaltes und des Gehaltes an Stoffen der regressiven Metamorphose ein so bedeutender ist, dass auf dem Wege der Diffusion dem rückströmenden Blute des Fruchthalters ein so erhöhter Procentsatz namentlich an Kohlensäure zu Theil wird, dass der erregende Einfluss auf die nervösen Centralorgane der Muskulatur des Uterus sich geltend machen muss. Damit nimmt dann die Wehenthätigkeit ihren Anfang und somit die Geburt, deren Vollendung zu den bekannten Veränderungen in der Strömung des Blutes sowohl, wie in der Zusammensetzung desselben führt."

Histologie des Gefässsystems.

Was die histologische Structur des Gefässsystems anbelangt, so besteht das Herz aller Wirbelthiere aus quergestreiften, netzartig sich verzweigenden Muskelfasern, deren Zerfall in einzelne Zellterritorien häufig deutlich nachzuweisen ist (Weismann). Auf seiner Aussenseite liegt das viscerale Blatt des von einem Endothelium ausgekleideten Herzbeutels, in welchem sich eine gewisse Menge einer serösen Flüssigkeit, der sogenannte Liquor pericardii vorfinden kann. Auch die Herzhöhlen werden, wie ich oben schon bemerkte, von einem Epithel (Endothel) ausgekleidet und ein solches findet sich auch an der Innenwand aller Gefässe; ja die Wandungen der kleinsten Blutbahnen, die sogenannten Haargefässe oder Capillaren bestehen einzig und allein aus jenen Zellen.

Bei den grösseren Gefässen wird diese innerste Zellhaut als **Intima** bezeichnet und an sie schliesst sich von aussen her eine aus glatten Muskelelementen bestehende **Muskelhaut** oder **Media,** welche bei den Arterien eine ungleich mächtigere Entfaltung zeigt, als bei den Venen. Folglich wird der propulsatorische Einfluss der ersteren auf die Fortbewegung des Blutstromes ein ungleich grösserer sein, als bei den letzteren.

Die Muskelhaut wird von einer elastisch-bindegewebigen, von zahlreichen Lymphspalten durchsetzten Aussenhülle umgeben, die man mit dem Namen der **Adventitia** oder der **Gefässscheide** bezeichnet.

So besitzen also die Blutgefässe sehr elastische, unter einem gewissen Muskeltonus stehende Wandungen und letzterer wird von zahllosen, umspinnenden, sympathischen Nerven regulirt.

Nachdem wir uns so einen Einblick in die histologischen und embryologischen Verhältnisse des Gefässsystems verschafft haben, wollen wir uns zur Betrachtung der einzelnen Wirbelthierklassen wenden. Dabei

werden wir das Hauptgewicht auf das Herz und die mit ihm verbundenen grossen Gefässe zu legen haben, während wir die peripheren Blutbahnen, mit welchen wir in der entwicklungsgeschichtlichen Einleitung im Grossen und Ganzen schon vertraut geworden sind, kürzer abhandeln können. Bezüglich des Details muss ich auf grössere Sammelwerke und die monographischen Abhandlungen verweisen.

Das Herz und seine Gefässe.

1) FISCHE.

Der Amphioxus steht bezüglich seines Gefässsystems dadurch im Gegensatz zu den übrigen Wirbelthieren, dass ihm ein differenzirtes Centralorgan, also ein Herz abgeht. Dieser Mangel wird durch eine allerorts sich ausprägende Contractilität der Gefässwände ersetzt, wodurch Verhältnisse gegeben sind, welche z. Th. noch an die Anneliden erinnern. Man kann folgende Hauptgefässe unterscheiden: eine zwischen der Chorda und dem Kiemendarmschlauch verlaufende, anfangs paarige, hinter dem Kiemenschlauch aber zu einem unpaaren Gefäss zusammenfliesende Aorta (Fig. 527, *A*) und mehrere an der ven-

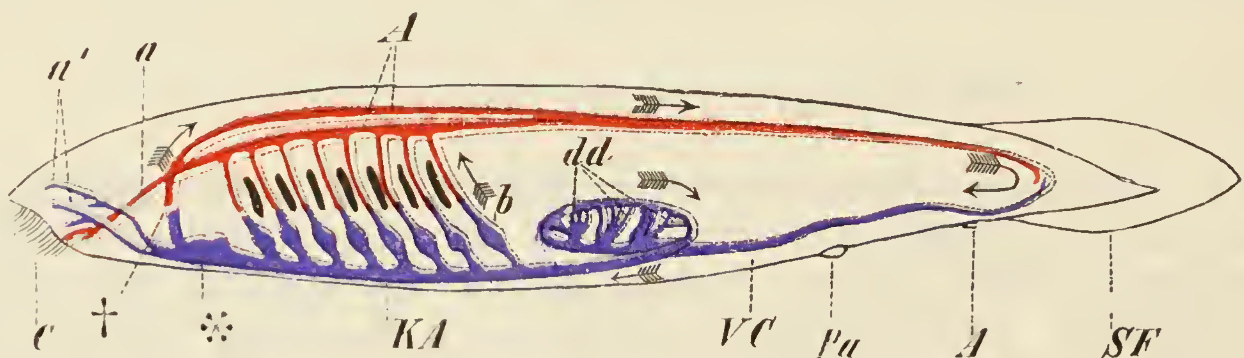


Fig. 527. Gefässsystem des Amphioxus. Schema.
A Aorta, *VC* Vena cava, *dd* Capillargefässe der Leberausstülpung, *KA* Hauptstamm der Kiemenarterie, aus welcher die Bulbilli (*b*) hervorgehen, * Sinuöse Erweiterung am Vorderende der Kiemenarterie *KA*, aus welcher (rechterseits) der Aortabogen † und nach vorne zu die Lippengefässe a^1 entspringen. Die linke Aorta *a* ist nach vorne zu blind geschlossen. Die Pfeile zeigen die Richtung des Blutstromes an. *C* Cirrhen, *Pa* Porus abdominalis, *A* Anus, *SF* Schwanzflosse.

tralen Circumferenz des Darmes hinziehende Venen (Venae subintestinales), welche sich, nach vorne zu einem Gefäss vereinigt, längs der Leberausstülpung als Vena portarum fortsetzen und in Capillaren auflösen. Dazu kommt noch ein zweites, dem vorigen parallel ziehendes, nach hinten gerichtetes venöses Gefäss (Vena cava oder hepatica?), welche schliesslich nach vorne umbiegt und sich in eine Kiemenarterie fortsetzt (Fig. 527, *VC*, *KA*). Aus dieser entspringen in alternirender Weise kleine Auftreibungen, die zwischen den geraden Kiemenstäben liegenden Bulbilli (*b*), wie auch ähnliche bauchige Gefässchen in dichter Reihenfolge aus der Pfortader entspringen. An der vorderen Grenze der ersten Kiemenspalte erweitert sich die Kiemenarterie zu einem grossen, sinuösen, aber platten Gefäss oder Herz (Fig. 527, *), das den weitesten Abschnitt des ganzen Gefässsystems darstellt (P. Langerhans). Aus ihm entspringen zwei unter dem Constrictor veli verlaufende Lippengefässe (a^1) sowie ein sehr weiter, rechts verlaufender Aortabogen, welcher sich mit der rechten Aorta verbindet (†). An seiner linken Circumferenz entwickelt es nach Langer-

haus keinen ähnlichen Aortabogen, sondern ist hier blind geschlossen und die linke Aorta setzt sich bis zur Mitte der Mundhöhle nur als schmales Gefäss fort (*a*).

Alle diese Verhältnisse bedürfen übrigens einer erneuten, womöglich durch Injectionen unterstützten Untersuchung.

Was das Herz der übrigen Fische anbelangt, so liegt es stets weit vorne, ventral von den ersten Wirbeln und ist durchaus nach einem und demselben einfachen Grundtypus gebaut, wie ich ihn oben schon geschildert habe.

Stets unterscheidet man zwei Hauptabtheilungen, eine Kammer und eine Vorkammer (Fig. 528, *V*, *A*). Letztere, welche, aus einem

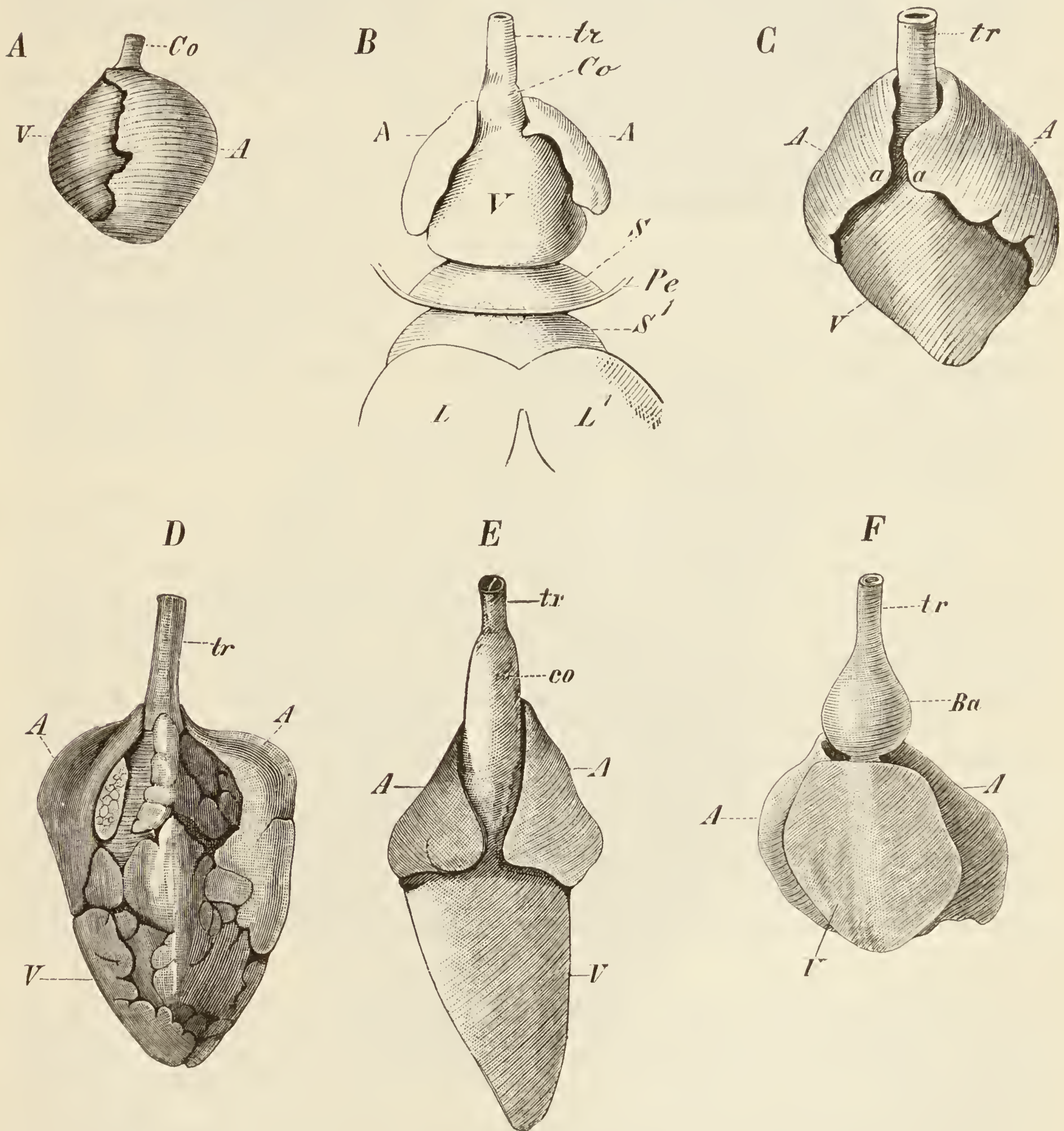


Fig. 528. Verschiedene Fischherzen. ***A*** vom Flussneunauge, ***B*** von einem Hai, dessen Species nicht näher zu bestimmen war, ***C*** vom Hammerhai, ***D*** vom Stör, ***E*** von Lepidosteus, ***F*** vom Welse (Silurus glanis).

AA Atrien, *aa* Auriculae cordis, *V* Ventrikel, *Co* Conus arteriosus, *Ba* Bulbus arteriosus, *tr* Truncus arteriosus, *S* Sinus venosus, S^1 derjenige Theil des Sinus venosus, der ausserhalb des Pericardiums (*Pe*) liegt, *L* L^1 Leber.

z. Th. ausserhalb des Pericardiums und nach hinten gelegenen Sinus venosus (Fig. 528, B, *SS*[1]) Blut aufnimmt, besitzt meistens zwei, nach beiden Seiten gerichtete Ausbuchtungen (Fig. 528, C, *aa*), die sogenannten Herzohren oder Auriculae cordis[1]).

Die Wandung des Ventrikels ist bei Knochenfischen und z. Th. auch bei Ganoiden zweischichtig und der von den beiden Schichten begrenzte spaltförmige Hohlraum ist ebenso wie die äussere Herzoberfläche von einem Endothel ausgekleidet, stellt also einen Lymphraum dar.

Entsprechend der verschiedenen physiologischen Aufgabe beider Abtheilungen besitzt der Vorhof nur eine zarte, nach innen mit netzartigem Gefüge vorspringende Muskulatur, während der Ventrikel viel stärkere, aus mächtigen Fleischtrabekeln sich aufbauende Muskelnetze besitzt, deren Maschen sich in die Kammer herein öffnen.

An der Verbindungsstelle zwischen Kammer und Vorkammer, am sog. Ostium atrio-ventriculare finden sich in der Regel zwei häutige Klappen[2]). Am Ostium arteriosum dagegen, also innerhalb des früher schon als Conus arteriosus bezeichneten Anfangsabschnittes des Truncus arteriosus begegnet man sehr mannigfach gestalteten Klappen, die bei Selachiern und Ganoiden in mehreren (3—4) Längsreihen angeordet sein können, wovon jede aus zwei bis neun Klappen bestehen kann[3]). Dabei sind die Klappen der hinteren Querreihen in verschiedenen Stadien der Rückbildung, bis zum vollständigen Ausfall begriffen und daraus folgt, dass nur die vorderste Querreihe, welche stets vollkommene Formen aufweist, mit der einzigen zwischen Ventrikel und Bulbus stehenden Klappenreihe der Teleostier (Fig. 529, A, *bb*) verglichen werden kann[4]).

Der Uebergang zu diesem Verhalten wird durch Amia vermittelt (Gegenbaur, Ph. Stöhr).

Dem eben geschilderten Verhalten der Teleostier gemäss hat der Conus arteriosus eine so bedeutende Rückbildung erfahren, dass er nur selten, wie z. B. bei einigen Clupeiden, noch deutlich erkennbar ist und der um so stärker entwickelte, aus elastischen Fasern bestehende Bulbus häufig direct an den Ventrikel stösst (Fig. 521, A, *Ba*).

An der Grenze zwischen Sinus venosus und Atrium liegen starke Nervengeflechte[5]) und an derselben Stelle finden sich klappenartige, aus Bindegewebe bestehende Bildungen, allein von eigentlichen Klappen kann nicht die Rede sein. Wo letztere vorkommen, dienen sie stets dazu, dem Blutstrom eine bestimmte Direktion zu geben und eine Rückstauung zu verhindern; so leiten sie ihn z. B. bei Fischen, wo er rein venös ist, aus dem Sinus venosus in die Vorkammer, in den

---

1) Bei Lepidosteus (Fig. 528, *E*) mündet nur die linke obere Hohlvene in den Sinus venosus, die rechte obere Hohlvene mündet getrennt ins Atrium. Bei Polypterus münden beide oberen Hohlvenen getrennt in das Atrium, so dass durch den Sinus venosus eigentlich nur das Blut der Leber- und der Pulmonal- (Schwimmblasen-) Venen geht (Boas).

2) Bei Amia finden sich vier, bei Lepidosteus sechs ächte, taschenförmige Atrioventricularklappen (Boas).

3) Die höchste Zahl besitzt Lepidosteus (8) und Polypterus (9) in jeder Längsreihe (Fig. 529, *B*).

4) Nur bei einzelnen Clupeiden (Butirinus) finden sich zwei Querreihen von Klappen (Stannius, Boas).

5) Auch im Bereich des Sinus venosus und an der Atrioventriculargrenze kommen Nerven vor.

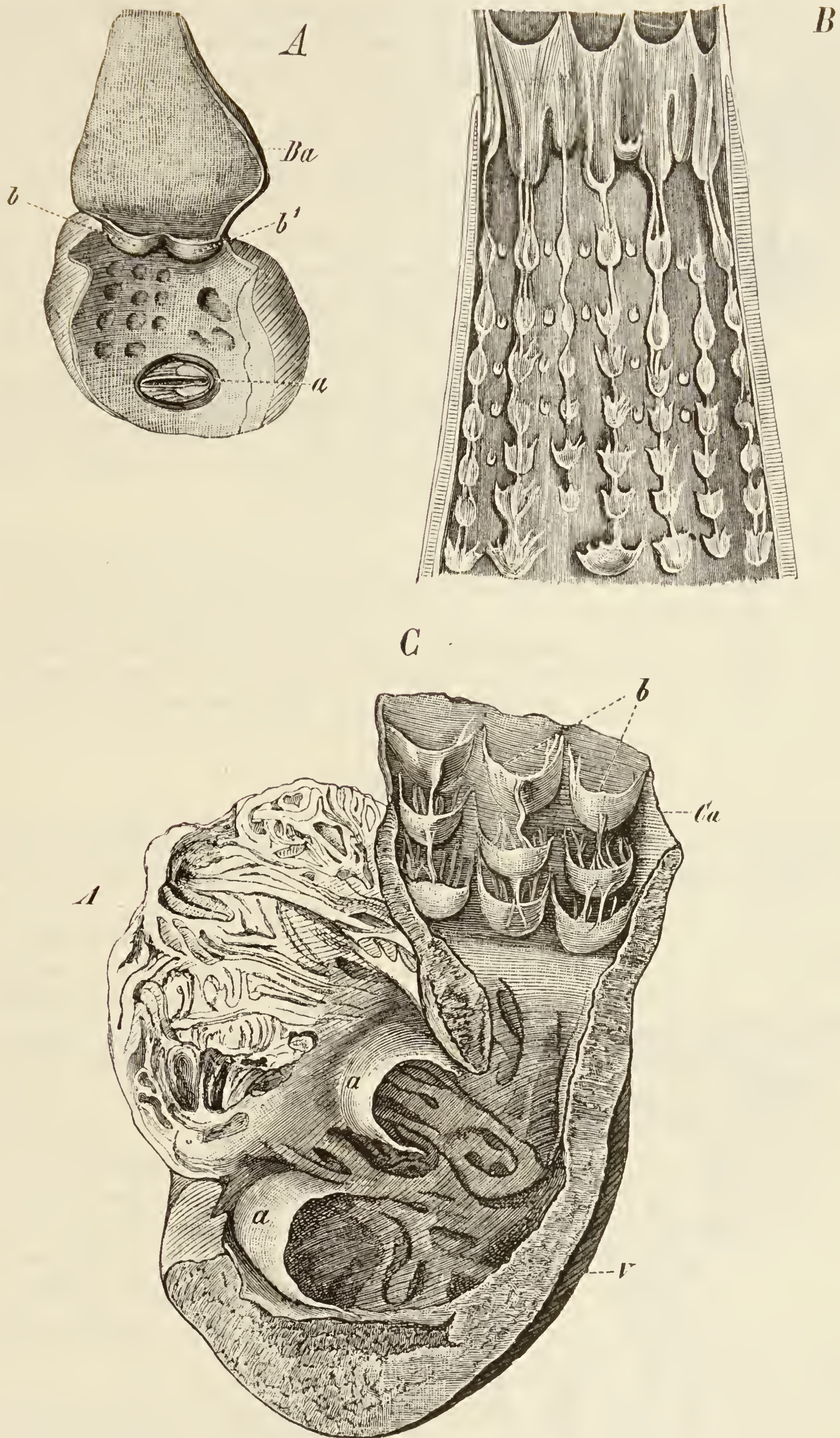
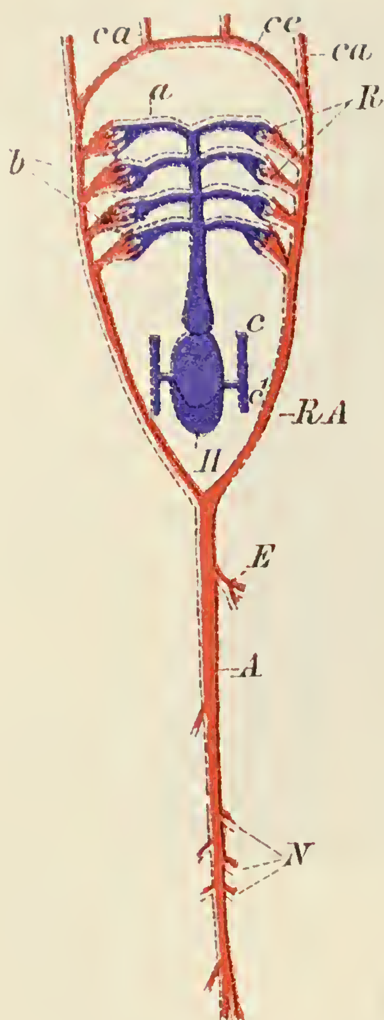


Fig. 529. Conus resp. Bulbus arteriosus aufgeschnitten.
A von Silurus glanis mit nur einer Klappenreihe $b\ b^1$, *a* bezeichnet die Atrioventricularklappe, *Ba* Bulbus arteriosus; *B* Conus art. von Lepidosteus, mit 8 Klappenreihen. Die Abbildung *B* nach Ph. Stöhr. *C* Herz eines Haifisches, aufgeschnitten, *A* Atrium, *V* Ventrikel, *a*, *a* Atrioventricularklappen, *b* Klappen des Conus arteriosus (*Co*).

Conus arteriosus und von hier aus in den in der Regel einfachen Hauptstamm der Kiemenarterie. Letzerer liegt, wie wir oben schon gesehen



haben, an der ventralen Circumferenz des Kiemenkorbes und entsendet lateral- und dorsalwärts die nach der Zahl (3—7, meistens aber 4) der Kiemen sich richtenden Kiemenarterien, welche im Bereich der Kiemen eine capilläre Auflösung erfahren. Daraus endlich gehen die arterielles Blut führenden Kiemenvenen hervor, wovon die dritte und vierte in einen gemeinsamen Stamm zusammenfliessen können. Diese Gefässe componiren durch gegenseitige Verbindung an der Basis cranii die rechte und linke Wurzel der mächtigen Aorta, welche bei allen Vertebraten dicht unter der Wirbelsäule nach rückwärts läuft. Aus der hintersten Kiemenvene kann eine Arteria pulmonalis zur Schwimmblase gehen.

Fig. 530. Schematische Darstellung des arteriellen Gefässsystems der Fische.

H Herz *c c*¹ Vordere und hintere Cardinalvene, *a* Kiemenarterien, *R* Capillarnetz der Kiemengefässe, *b* Kiemenvenen, *ce* Circulus cephalicus, *ca* Carotis, *RA* Radix Aortae, *A* Aorta abdominalis, *E* Eingeweidearterie, *N* Nierenarterien.

2) DIPNOI.

Während nun das Fischherz nur von venösem Blut durchströmt wird, ändert sich dieses, wie oben schon erwähnt, mit dem ersten Auftreten von Lungen, wie sie uns bekanntlich zum erstenmal bei Dipnoërn entgegentreten. Hier, um zunächst mit Ceratodus zu beginnen, zerfällt das Atrium und z. Th. auch der Ventrikel, sowie der Conus arteriosus je in zwei Abtheilungen, in eine linke und eine rechte. In der ersteren strömt das Körpervenen- plus Lungenvenenblut (also gemischtes Blut) zu der ersten und zweiten Kiemenar-

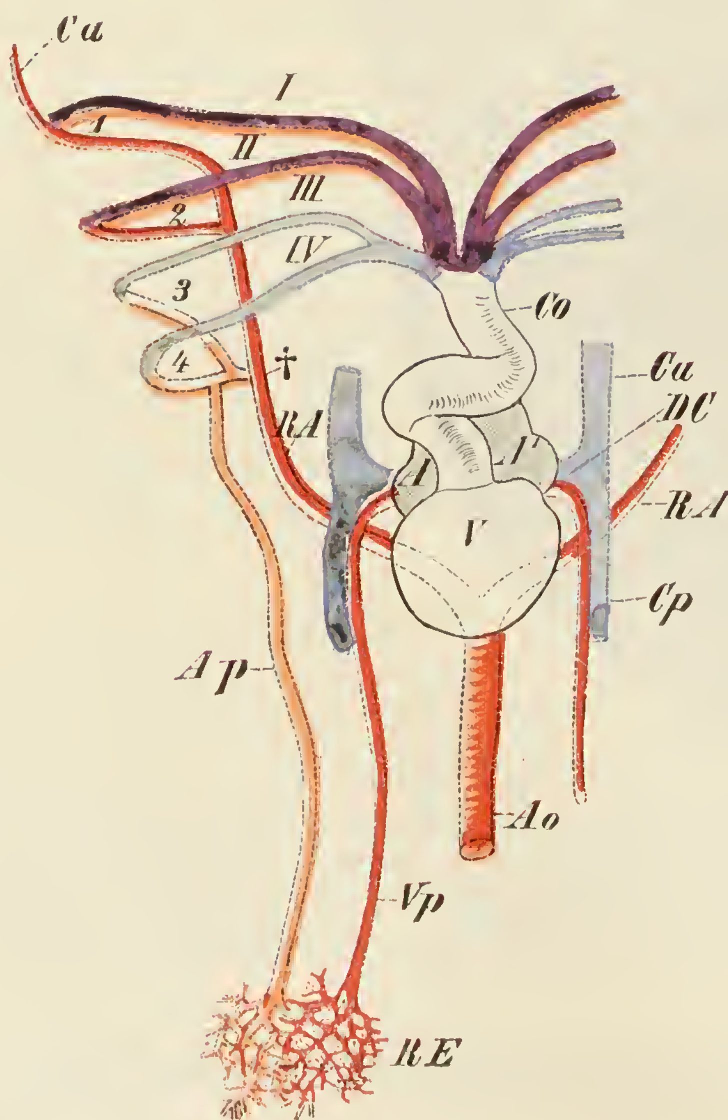


Fig. 531. Herz, und Kiemengefässe von Ceratodus, zum grössten Theil nach J. E. V. Boas. (Schema.)

V Ventrikel, *A A*¹ Atrien, *Co* Conus arteriosus, *Ca* und *Cp* Vena cardinalis anterior und posterior, *DC* Ductus Cuvieri, *I—IV* Kiemenarterien, 1—4 Kiemenvenen, *Ca* Carotis, *Ap* Arteria pulmonalis, *RE* Capillarnetz der Lunge, *Vp* Vena pulmonalis, *RA* Radix Aortae, bei † beginnend, *Ao* Aorta.

terie, die also eine Blutmasse erhalten, die schon halb durchgeathmet ist (Boas). In der rechten Herzhälfte — und dazu zähle ich auch die rechte Abtheilung des Conus — strömt rein venöses Blut, welches aus den Körpervenen stammt. Es wird in die dritte und vierte Kiemenarterie getrieben, so dass also das in die erste und zweite Kiemenvene gelangende Blut zweimal, d. h. intensiver durchgeathmet wird, als das in der dritten und vierten Kiemenvene befindliche. Aus der letzteren entspringt die Lungenarterie[1]) und aus der Lunge kehrt dann das Blut zum Herzen zurück, geht in die erste und zweite Kiemenarterie, wird in den dortigen Kiemenarterien wieder durchgeathmet und vertheilt sich im Körper etc.

Ganz abgesehen aber von diesen wichtigen Punkten unterscheidet sich das Ceratodusherz auch noch durch folgende Umstände von dem ihm sonst nahe verwandten Herz der Knochenganoiden und speciell des Lepidosteus.

Atrioventricularklappen fehlen als solche gänzlich, werden aber in physiologischer Beziehung durch eine gegen die ventrale Atriumwand vorspringende, wulstartige Vorragung ersetzt (Boas). Ferner erscheint der Conus nicht gerade gestreckt, sondern spiralig gewunden und zugleich von vorne nach hinten ein wenig zusammengeschoben. Im Innern findet sich eine Längsreihe von acht Klappen, welche Boas alle zusammen die Longitudinalfalte des Conus nennt. Sie liegen genau in der Achse, um die man sich die Spiraldrehung des Conus vor sich gegangen denken kann. Die vorderste der acht genannten Klappen ist Glied einer vordersten, aus vier ungefähr gleichen Klappen bestehenden Querreihe; die zweite ist Glied einer ähnlichen, ebenfalls aus vier, aber kleineren Klappen bestehenden Querreihe. Die fünf hintersten Klappen der Longitudinalfalte sind Glieder ebenso vieler Querreihen, jede aus ungefähr acht Klappen bestehend. Wir haben somit im Conus im Ganzen 8 Querreihen, die zwei ersten jede aus vier Klappen bestehend, die dritte nur aus einer Klappe, die fünf letzten jede aus ungefähr acht. (Boas).

So liegen also die Hauptdifferenzpunkte von Ceratodus den Knochenganoiden gegenüber in dem ungemein verkürzten Truncus arteriosus und in dem dadurch bedingten verschiedenen Abgang der Gefässse (vergl. Fig. 530 und 531), ferner in der Vereinigungsform der Kiemenvenen und endlich in der nach vorne zu sich spaltenden Aorta, in deren Aeste die Kiemenvenen so einmünden, wie wir dies später wieder bei den Amphibien zu constatiren haben werden. (Bei Knochenganoiden begegneten wir einer medianen Fortsetzung der Aorta nach vorne, in die die Kiemenvenen successive einmünden).

Das Herz von Protopterus ist von demjenigen des Ceratodus aus leicht zu verstehen. Die Klappen haben eine Reduction erlitten und sind zum Theil miteinander verschmolzen, dagegen ist die Trennung des Conus in zwei Abschnitte hier weiter fortgesetzt, so dass der eine von den beiden durch den Conus gehenden Blutströme (Fig. 532, *b*) ungestört in die zwei (ventralen) vordersten (*I, II*), der andere in die zwei (dorsalen) hinteren Kiemenarterien (*III, IV*) gehen kann. Ersterer

---

1) Die linke Lungenarterie ist viel stärker als die rechte. Sie laufen beide eine weite Strecke rechts und links von der Aorta nach hinten, wobei sie dorsal vom Oesophagus liegen. Endlich aber zieht die linke quer und ventral über den Oesophagus herüber, um an der Ventralfläche der linken Lunge zu verlaufen (Boas).

führt das Lungenvenenblut — also rein arterielles — links durch das Atrium, den Ventrikel und die hintere Abtheilung des Conus durch die eben genannten zwei ersten Arterienbogen, die sich nicht (von der Opercularkieme abgesehen) in Kiemen auflösen, direkt in die Carotis interna *(Ca)* und die Aorta *(Ao)*. Der zweite Blutstrom dagegen führt rein

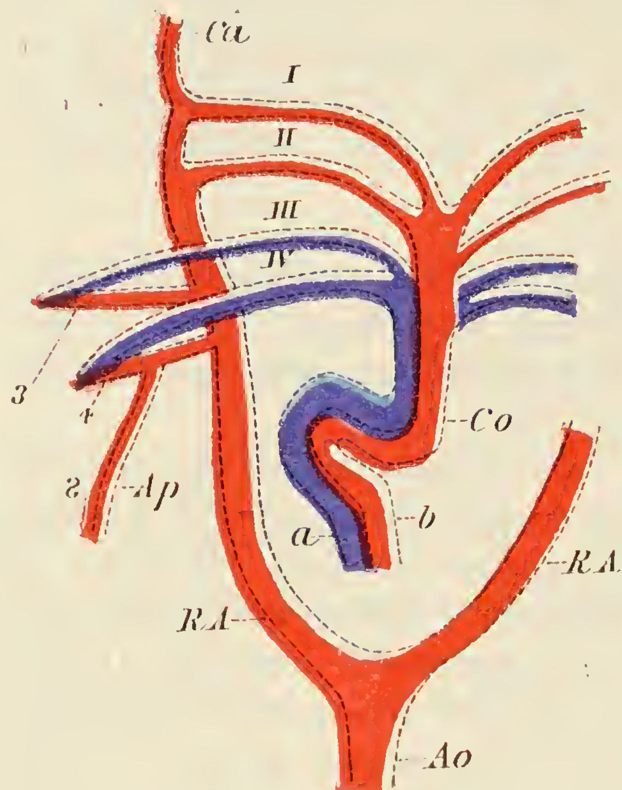


Fig. 532. Schematische Darstellung des Kiemenkreislaufs von Protopterus.

Co Conus arteriosus, welcher in zwei Abtheilungen *a* und *b* zerfällt. Durch *a* strömt rein venöses Blut in die beiden hintersten Kiemenarterien *III* und *IV*; durch *b* rein arterielles in die beiden vordersten Kiemenarterien *I* und *II*. 3 und 4 deuten die Kiemenvenen resp. die Kiemencapillarität an. *Ap* die nur linkerseits (?) vorhandene Arteria pulmonalis, *RA* Radix Aortae, *Ao* Aorta, *Ca* Carotis.

venöses Blut, welches, nachdem es in der dritten und vierten Kiemenarterie durchgeathmet ist, durch die dritte und vierte Kiemenvene zur Aorta gelangt. Die Lungenarterie entspringt nach Peters nur links und zwar so, dass die Lunge mit ähnlichem Blut wie die Aorta versorgt wird. Das betreffende Blut wird also in der Lunge noch einmal durchgeathmet und geht zum Herzen zurück etc. (Boas).

3) AMPHIBIEN.

Das Herz liegt, ähnlich wie bei Fischen, noch weit vorne im Leibesraume, ventralwärts von den ersten Wirbeln und nur bei Gymnophionen rückt es viel weiter nach hinten (vergl. Fig. 538). Auch bezüglich seiner Innervationsweise, seines Baues und der daraus entspringenden, grossen Gefässe schliesst es sich an das der Fische, noch viel mehr aber an das der Dipnoër an. Wie bei letzteren, so ist auch hier der Sinus venosus in zwei sehr ungleiche Abtheilungen geschieden. In die kleinere mündet die Pulmonalvene, in die grössere ergiessen sich die Körpervenen. Ferner kommt es zu einer mehr oder weniger vollkommenen Theilung des Vorkammerabschnittes in zwei Räume, d. h. in ein rechtes und ein linkes Atrium [1]). Während nämlich das aus bindegewebigen, elastischen und muskulösen Elementen bestehende Septum atriorum, welches hinten mit einem freien Rand vor dem Ostium atrioventriculare endigt, bei Menobranchus, Proteus, Coecilia, Menopoma, Salamandra und Triton recht zahlreiche und oft sehr grosse Lücken besitzt, sind diese weit

1) Das Herz ist, wie dies auch bei Fischen schon beobachtet wird, hier und da durch fibröse Fäden an die Innenfläche des Pericards angelöthet (Gymnophionen).

spärlicher und kleiner beim Axolotl, bei Amphiuma und namentlich bei Siren (Boas). Die Anuren besitzen ein solides Septum atriorum.

An der Atrioventriculargrenze liegen stets zwei ächte, fibröse Taschenklappen, die mit der Ventrikelwand durch Fäden verbunden sind.

Der Ventrikelraum ist stets unpaar und weder bei Urodelen, noch bei Anuren zeigt sich eine Spur einer Scheidewand (Fig. 533, **F**, **G**).

Fig. 533 *A—G.*

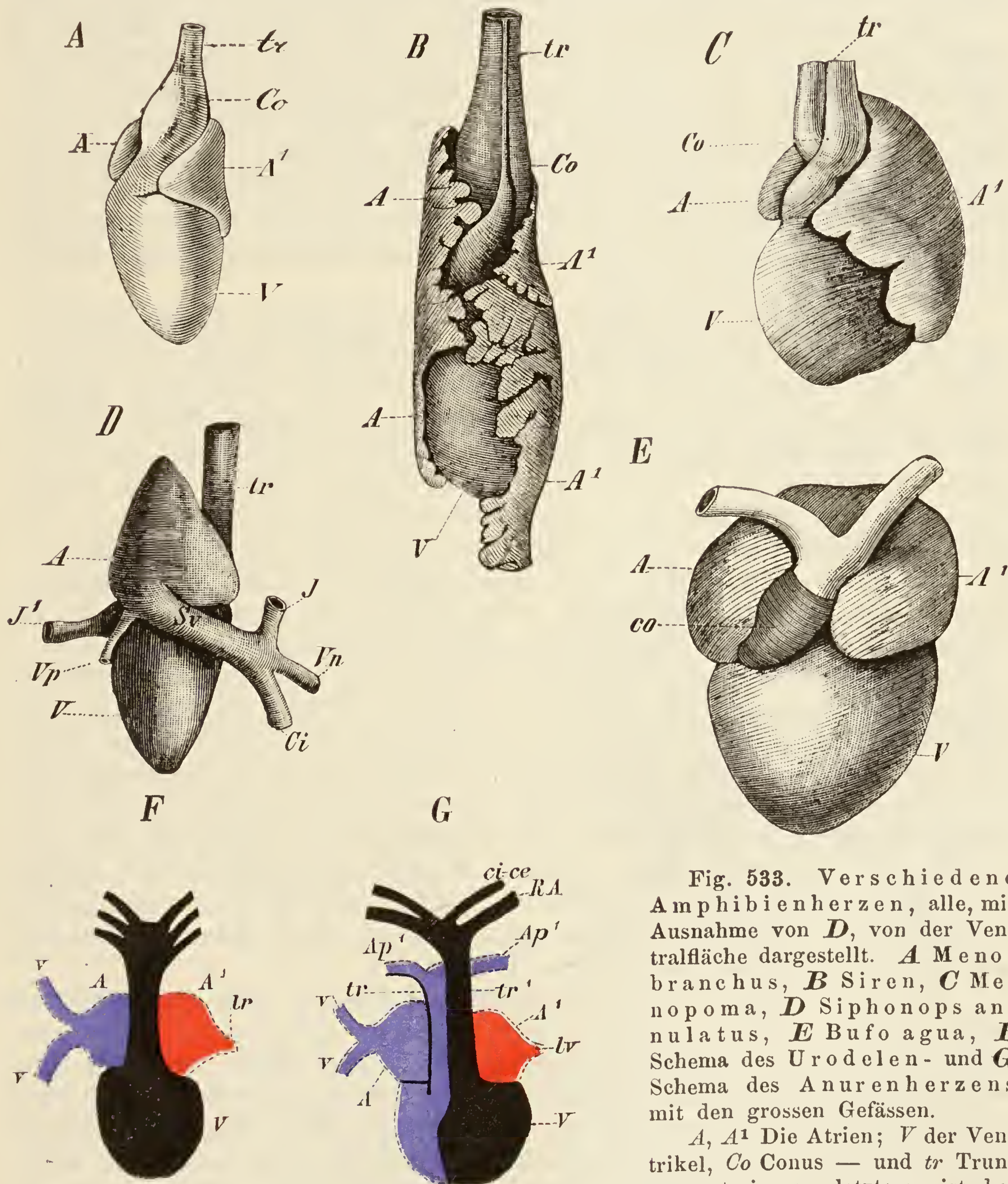


Fig. 533. Verschiedene Amphibienherzen, alle, mit Ausnahme von ***D***, von der Ventralfläche dargestellt. ***A*** Menobranchus, ***B*** Siren, ***C*** Menopoma, ***D*** Siphonops annulatus, ***E*** Bufo agua, ***F*** Schema des Urodelen- und ***G*** Schema des Anurenherzens mit den grossen Gefässen.

A, A^1 Die Atrien; *V* der Ventrikel, *Co* Conus — und *tr* Truncus arteriosus; letzterer ist bei Anuren in zwei Abtheilungen *tr* und tr^1 getrennt. Durch *tr* fliesst rein venöses Blut in die Lungenarterien Ap^1 Ap^1. Durch die Abtheilung tr^1 strömt gemischtes Blut in die Carotiden *ci-ce* und in die Radix Aortae *RA*. *lv*, *lr* bedeuten die Lungenvenen, *v v* die in das rechte Atrium einmündenden venösen Blutströme.

In Fig. ***D*** finden sich noch folgende weitere Beziehungen: *Sv* Sinus venosus, in

welchen von der rechten Seite her die Vena jugularis dextra (J), die Vena cava inferior Ci und dine Vene (Vn) einmündet, die das Blut aus dem Urogenitalapparat, aus der Muskulatur des Rückens und aus dem Wirbelcanal bezieht.

Rechterseits mündet in den Sinus venosus die Vena jugularis sinistra (J^1) und die Vena pulmonalis (Vp).

Im Allgemeinen besitzt der Ventrikel eine kurze, gedrungene Form und nur bei Amphiuma, Proteus und den Gymnophionen streckt er sich mehr in die Länge. In Folge des eben geschilderten Baues des Amphibienherzens besitzt das vom Ventrikel ausgestossene Blut einen gemischten Charakter und wir haben uns nun die Frage vorzulegen, in welchen Bahnen es seine nächste periphere Verbreitung findet?

Wie das Selachier-, Ganoiden- und Dipnoër-Herz, so besitzt auch dasjenige der Amphibien einen Conus und einen daran sich schliessenden, mehr oder weniger deutlich abgegrenzten Truncus arteriosus. Ersterer besteht aus quergestreifter Muskulatur, stellt also wie bei Fischen einen eigentlichen Herztheil dar, letzterer besitzt glatte Muskelfasern. Beide, wie auch die daran sich schliessenden Arterienbogen haben von J. E. V. Boas in neuester Zeit eine vorzügliche Bearbeitung erfahren und diese werde ich der folgenden Darstellung im Wesentlichen zu Grunde legen.

A priori sollte man erwarten, dass sich diejenigen Urodelenformen, welche man als die niedersten zu bezeichnen pflegt, also die Ichthyoden in der Organisation ihres Conus und Truncus arteriosus am meisten dem uns bei den Dipnoërn bekannt gewordenen Verhalten nähern würden. Dies ist aber nicht durchweg der Fall, vielmehr finden wir im Conus von Amblystoma, Axolotl, Amphiuma, Siren und Salamandra eine viel grössere Uebereinstimmung mit Ceratodus, d. h. viel primitivere Verhältnisse als bei Menobranchus, Proteus, Menopoma, Triton und den Gymnophionen, wo wir es mit Rückbildungen zu schaffen haben. Der Typus des Amphibien-Conus ist ein spiraliges Rohr mit einer Querreihe von Klappen an jedem Ende [1]), von welchem eine in der vorderen Reihe in eine Falte sich fortsetzt, deren Anheftungslinie die Achse der Spirale vorstellt und die aus verschmolzenen Klappen entstanden zu denken ist. Von diesem Typus leitet sich einerseits der höher entwickelte Conus der Anuren ab, andrerseits der rückgebildete bei (Triton) Menobranchus, Proteus, Coecilia; die Rückbildung besteht in einer Verwischung der Spirale, so dass ein einfaches, cylindrisches Rohr resultirt, ferner in einer Reduction und in gänzlichem Schwund der Spiralfalte, endlich (Coecilia) im gänzlichen Verschwinden der einen Klappenreihe und in einer damit zusammenhängenden Verkürzung des Conus (Boas).

Was den kurzen Truncus betrifft, so lässt er sich ohne weiteres auf denjenigen von Ceratodus zurückführen. Die aus letzterem entspringenden Kiemenarterien finden sich auch hier, nur sind ihre Anfangsstücke eine kurze Strecke mit einander derart verwachsen, dass sie äusserlich als ein einheitlicher Stamm imponiren. Ihre acht Lumina bleiben aber im Innern wohl von einander getrennt und bewahren, wenn auch ihre Kaliberverhältnisse sich bei Salamandra ungleicher verhalten, dieselbe gegenseitige Lagerung, wie bei Ceratodus, d. h. die

1) Der Typus ist: vier Klappen in der vorderen, drei in der hinteren Reihe, doch giebt es zahlreiche individuelle Abweichungen, die meist in der Vermehrung der Klappenzahl bestehen (Menobranchus, Proteus, Menopoma, Coecilia).

ventral liegenden führen in den ersten (Carotiden-) und zweiten, die dorsal liegenden in den dritten und vierten Aortenbogen jeder Seite (vergl. Fig. 534). Der Truncus von Coecilia ist durch zwei sich kreuzende Scheidewände, eine horizontale und eine verticale, in seiner vorderen Partie in vier, in seiner hinteren aber, da sich die verticale Scheidewand weiter nach hinten fortsetzt, als die horizontale, nur in zwei Räume getheilt. Den Namen Truncus verdient bei den Amphibien somit nur der kleine, ungetheilte Abschnitt des ganzen Gebildes; nur er ist dem Truncus der Fische homolog.

Bei Rana ist die die dorsalen und ventralen Kiemenarterien trennende, horizontale Scheidewand weiter nach hinten gewachsen, so dass ein ungetheilter Raum im Truncus gar nicht mehr vorhanden ist. In Folge dieser Einrichtung erscheint hier eine Trennung der beiden Blutarten insofern angebahnt, als die Pulmonalarterien (Fig. 539, *Ap*) eine ausschliesslich vom rechten Atrium stammende venöse, die Carotiden und die Aorta aber eine gemischte Blutmasse empfangen (Sabatier). Im Gegensatz dazu ist bei Urodelen der geringer entwickelten Spiralfalte wegen die Trennung der beiden Blutarten nur eine äusserst unvollkommene und es erfolgt eine gründliche Mischung derselben.

Was nun das Verhalten der aus dem Truncus entspringenden Arterienbogen betrifft, so ist es interessant genug, um etwas näher besprochen zu werden.

Am besten gehen wir von den ursprünglichen Verhältnissen aus, wie sie bei den Larven von Salamandra gegeben sind (Fig. 534).

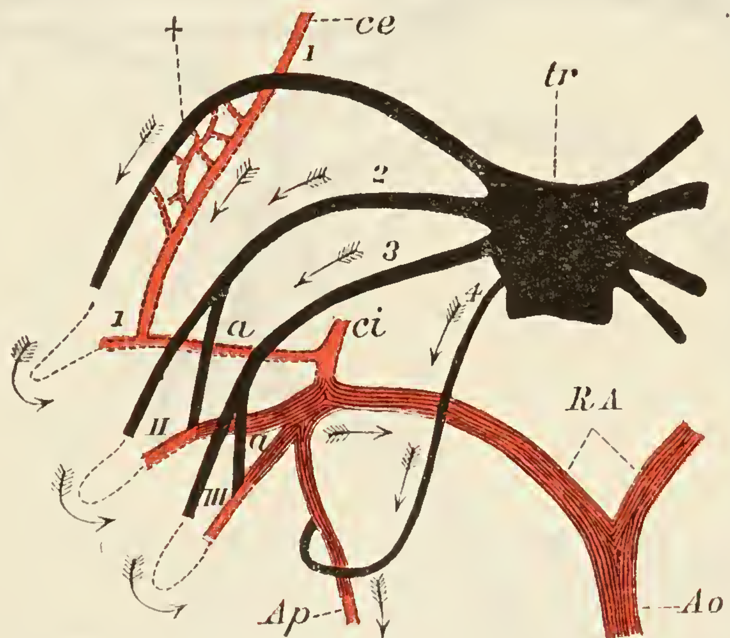


Fig. 534. Die Arterienbogen einer Salamanderlarve, leicht schematisirt. Nach J. E. V. Boas.

tr Truncus arteriosus, 1—3 die drei Kiemenarterien, I—III die entsprechenden Venen, 4 der vierte Arterienbogen, der sich mit der Arteria pulmonalis (*Ap*) verbindet. *a a* Directe Anastomosen zwischen der zweiten und dritten Kiemenarterie und Kiemenvene, *ce*, *ci* Carotis externa und interna, † netzförmige Anastomosen zwischen der Carotis externa und der ersten Kiemenarterie (spätere Carotidendrüse), *RA* Radix Aortae, *AO* Aorta. Die Pfeile zeigen die Richtung des Blutstromes an.

Jederseits entspringen drei Kiemenarterien (1—3) aus dem Truncus, welche sich zu ebenso vielen äusseren Kiemenbüscheln begeben, wo sie sich capillär auflösen. Aus dieser Capillarität gehen drei Kiemenvenen hervor (I—III), welche sich dorsalwärts wenden, um hier subvertebral zu confluiren und jederseits die Aortenwurzel (*RA*) zu bilden, welche mit ihrem Gegenstück medianwärts zu der unpaaren Aorta (*Ao*) zusammenfliesst. Hinter den drei Kiemenarterien entspringt ein vierter, mit der A. pulmonalis anastomosirender Arterienbogen (4). Aus der ersten Kiemenvene entspringt medianwärts, kurz vor ihrer Einmündung in die Aortenwurzel, die Carotis interna (*ci*), lateralwärts die Carotis externa

(*ce*). Letztere ist in ihrem Lauf nach vorne zu durch eine wechselnde Zahl von netzförmigen Anastomosen (†) mit der benachbarten, ersten Kiemenarterie verbunden, woraus später die als accessorisches Herz fungirende, sogenannte **Carotidendrüse** des erwachsenen Salamanders entsteht [1]).

Die zweite Kiemenvene theilt sich in zwei Aeste, wovon der eine nach vorne zu mit der zweiten Kiemenarterie anastomosirt, während der andere, ungleich stärkere Ast die eigentliche Fortsetzung des Hauptgefässes bildet und mit der dritten Kiemenvene zu einem gemeinsamen Stamme zusammenfliesst. Nach kurzem Lauf nimmt letzterer auch noch das mediale Ende der ersten Kiemenvene auf und so entsteht aus allen drei die oben erwähnte Radix Aortae.

Ganz ähnlich wie die zweite Kiemenvene anastomosirt auch die dritte mit der zugehörigen (dritten) Arterie, ausserdem aber erzeugt sie eine nach rückwärts gehende Anastomose mit dem vierten äusserst schwachen Arterienbogen. Das aus dieser Vereinigung entspringende Gefäss, welches sich also zum grössten Theil aus der dritten Kiemenvene bildet, ist die Arteria pulmonalis. Da nun diese weit mehr arterielles als venöses Blut führt, so ist klar, dass sich die Salamanderlunge während des Larvenstadiums ähnlich wie die Schwimmblase der Fische verhält und keiner respiratorischen Function fähig ist.

Bei älteren Larven prävalirt die zweite Kiemenvene bedeutend an Stärke und auch der vierte Arterienbogen ist stärker geworden. Dieser

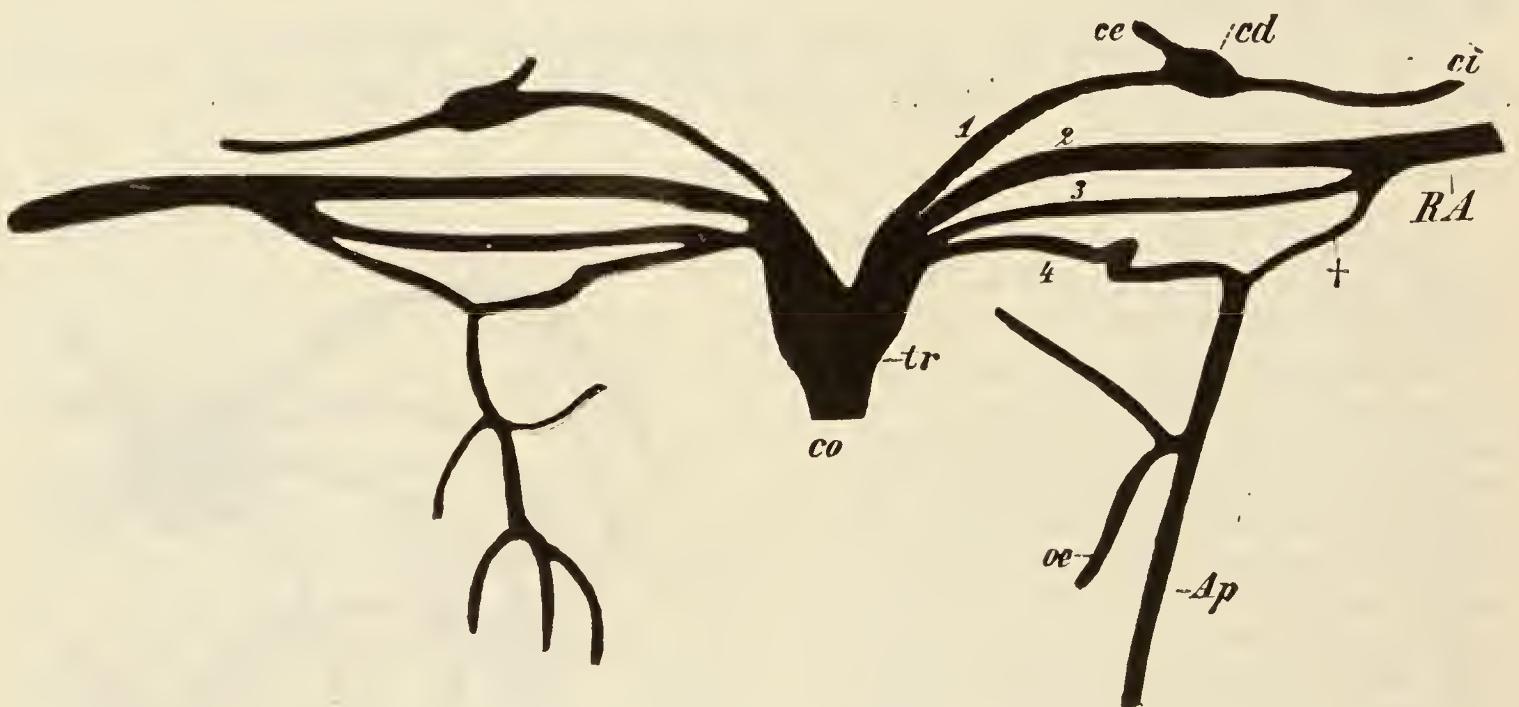


Fig. 535. Arterienbogen einer entwickelten Salamandra maculosa, ausgebreitet. Nach J. E. V. Boas.

Co Conus, *tr* Truncus arteriosus, 1—4 die vier Arterienbogen, *ce* Carotis externa, *cd* Carotisdrüse, *ci* Carotis interna, der vierte Arterienbogen hat als Arteria pulmonalis (*Ap*) bedeutend an Ausdehnung zugenommen und hängt nur durch einen dünnen Ductus Botalli (†) mit dem 2ten resp. 3ten Bogen zusammen, *RA* Radix Aortae, *oe* Ramuli oesophagei.

1) Ganz am Ende der Larvenperiode, nach vollkommenem Schwund der Kiemen fangen die Wände der neben einander liegenden Gefässe — der früheren Kiemenarterie und der Carotis externa — an zu wuchern, es bilden sich Aussackungen von den Gefässlumina in die verdickten Gefässwände hinein, die Aussackungen des einen Gefässes verbinden sich theils miteinander, theils mit denen des andern Gefässes, und eine zwar relativ einfache Carotidendrüse ist gebildet (Boas). Später kommt es dann durch weitere Aussackungen etc. zur Bildung eines spongiösen Gewebes, — in das die Carotis communis ein- und aus welchem die Carotis externa und interna austritt. Von allen Amphibien geht nur den Perennibranchiaten, Menopoma und Coecilien eine Carotidendrüse ab; ebenso fehlt sie in dieser Form allen übrigen Vertebraten. (Vergl. die Thymus.)

liefert nun, unter gleichzeitiger Reduction der Anostomose mit der dritten Kiemenvene, die Hauptmasse des Blutes für die Lungenarterien, d. h. jenes ist nun weit mehr venös als arteriell.

In einem noch späteren Entwickelungsstadium verkürzen sich sämmtliche Gefässbogen bedeutend und der zweite übertrifft alle übrigen an Grösse; der vierte ist so stark geworden wie der dritte.

Die Anastomosen aller vier Gefässbogen persistiren noch, allein sie erfolgen jetzt direct, da es sich nach dem Wegfall der Kiemen um keine capilläre Verbindung mehr handelt. Endlich wird der vierte Bogen stärker als der dritte und die Anastomosen zwischen dem ersten und zweiten dünner.

Denkt man sich letztere vollends ganz geschwunden, so hat man die Verhältnisse des erwachsenen Salamanders (Fig. 535).

Aus dem ersten Kiemenbogen (1) ist der Carotidenbogen geworden, aus dessen „Carotidendrüse“ (*cd*), wie oben schon erwähnt, die Carotis interna und externa entspringen (Fig. 535, *ce*, *ci*). Der zweite hat als Aortenwurzel ausserordentlich an Ausdehnung gewonnen und dasselbe gilt für den vierten, die Arteria pulmonalis, welche mit dem zweiten, beziehungsweise dritten Bogen durch eine Anastomose (Ductus Botalli) in Verbindung bleibt und welche Aeste zum Oesophagus und Magen entsendet (Fig. 535, *oe*).

Fig. 536.

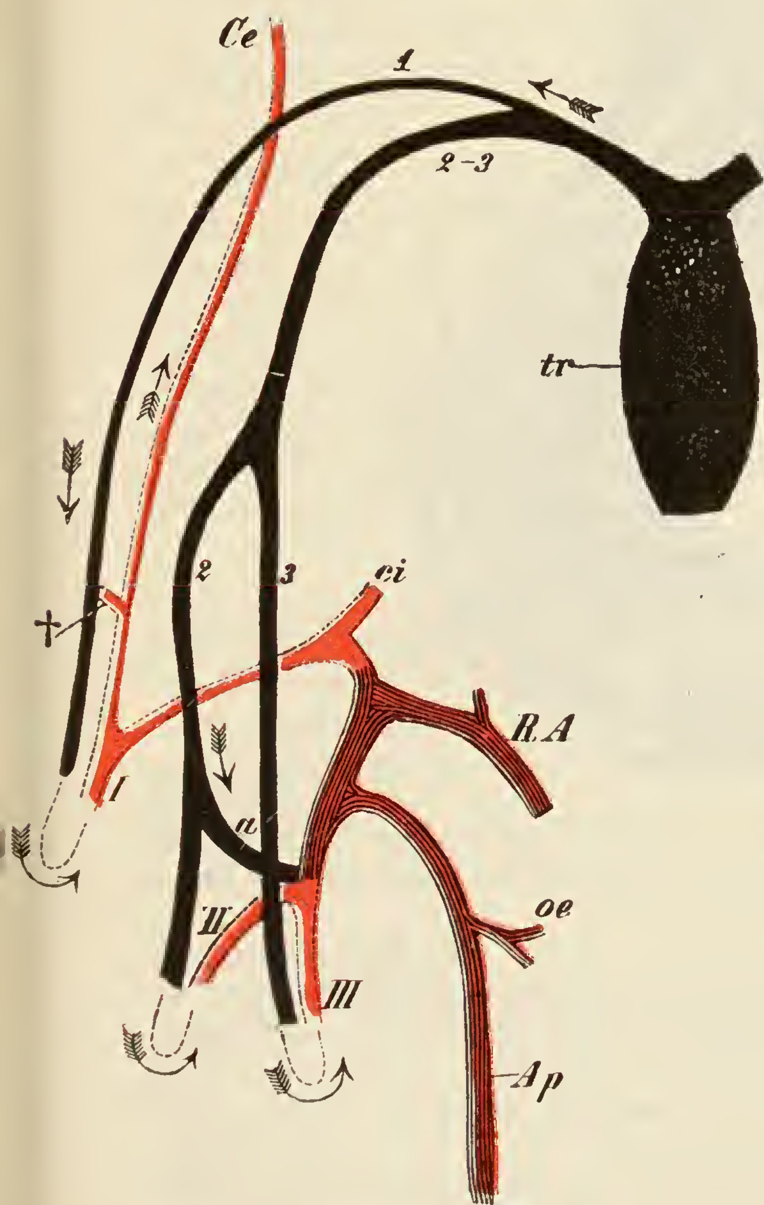


Fig. 537.

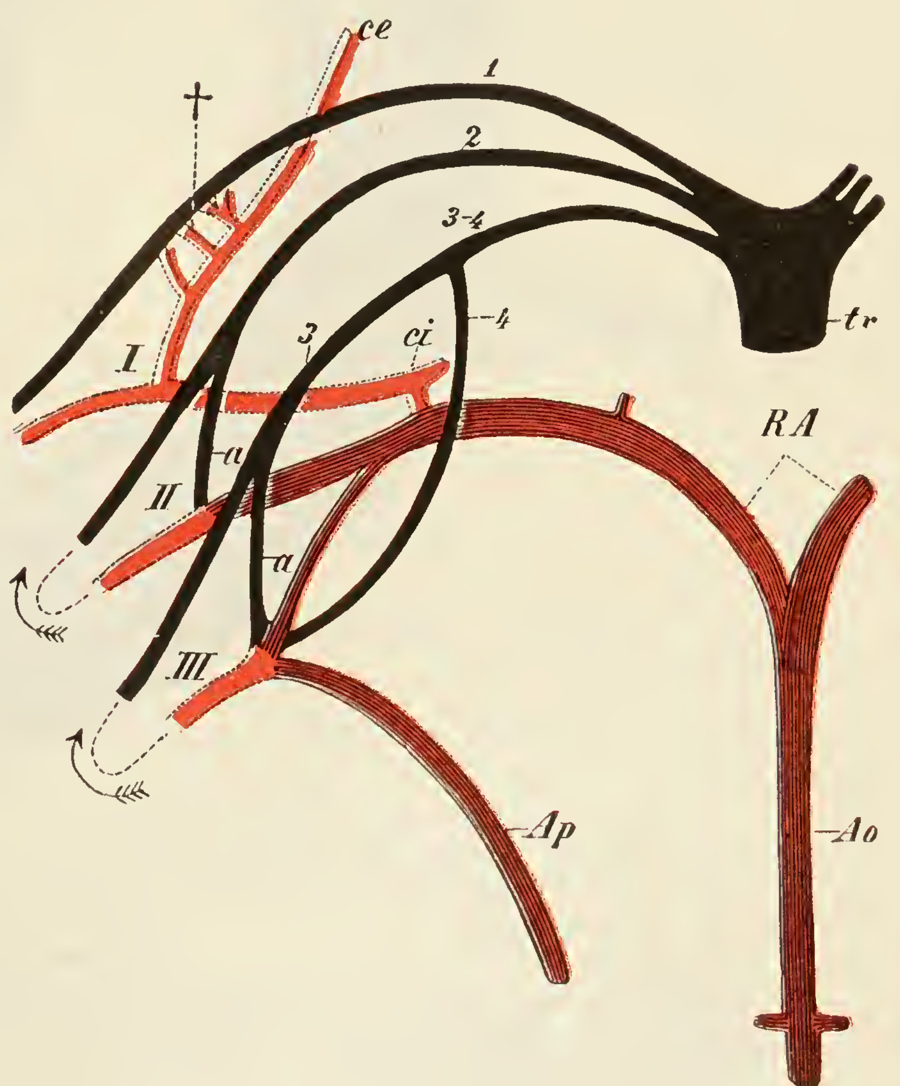


Fig. 536. Arterienbogen von Proteus. Fig. 537. Arterienbogen von Siren. Nach J. E. V. Boas.

tr Truncus arteriosus, 1—4 Arteriae —, *I—III* Venae branchiales, *a a* directe Anastomosen zwischen beiden, *ci*, *ce* Carotis interna und externa, † Verbindungsbahnen zwischen der ersten Kiemenarterie und der Carotis externa, *RA* Radix Aortae, *Ap* Arteria pulmonalis, *oe* Ramuli oesophagei, *Ao* Aorta.

Der dritte Bogen unterliegt, bezüglich seiner Entfaltung, den allergrössten Schwankungen, ja er kann sogar nur einseitig entwickelt sein oder auch ganz fehlen.

Mit diesen eben beschriebenen Verhältnissen stimmen diejenigen der Tritonen und Derotremen fast bis ins Einzelnste überein, doch geht hier der dritte Gefässbogen wahrscheinlich immer zu Grunde, so dass nur 1, 2 und 4 sich erhalten. Ein weiterer Unterschied liegt in dem Persistiren der Anastomose zwischen dem ersten und zweiten Arterienbogen.

Bei Menobranchus (Proteus (Fig. 536) verhält sich ähnlich) entspringen jederseits nur zwei Gefässe aus dem Truncus. Das erste ent-

Fig. 538. Der gesammte Situs viscerum von Siphonops annulatus (♀). Die Körperdecken sind in der ventralen Mittellinie geschlitzt und nach beiden Seiten auseinandergelegt.

Tractus intestinalis: *Oes* Oesophagus, *Mg* Magen, *Dd Dd*¹ Mitteldarm, *Dda* Enddarm, *Cl* Cloake, *Bl Bl*¹ der vordere grössere und der hintere kleinere Zipfel der Harnblase, *Leb* Leber, *Bls* Gallenblase, *Pan* Pankreas, *M* Milz, *Per* Peritoneum (Ligamentum gastro-hepaticum).

Urogenitalorgane: *Ov Ov* Ovarien, *Mg Mg* Müller'sche Gänge = Oviducte, *Ni Ni* Niere, *Ur* Ureter.

Respirationssystem: *L* Rechte, wohl ausgebildete, *L*¹ linke rudimentäre Lunge, *Tra* Trachea.

Circulationssystem: *Ve* und *At* Ventrikel und Atrium des Herzens, *B* Conus arteriosus, *Ao* Aorta ascendens der rechten Seite; die der linken Seite ist nicht besonders bezeichnet, *Aod* Aorta descendens der linken Seite, *Ap Ap* Arteria pulmonalis, *Vp* Vena pulmonalis, *Vn* Vene, welche das Blut aus dem Urogenitalsystem, aus der Muskulatur des Rückens und aus dem Wirbelcanal zum Herzen führt, *J* Vena jugularis, *Ci* Vena cava inferior, *Dc* Ductus Cuvieri, *Vep Vep* Vena portarum.

spricht dem ersten Arterienbogen von Salamandra, das zweite theilt sich in zwei Stämme, welche dem zweiten und dritten Arterienbogen von Salamandra entsprechen. Vom vierten existirt nur das dem Ductus Botalli entsprechende, kleine Stück; im Uebrigen ist er zugleich mit dem vierten Kiemenbogen zu Grunde gegangen.

Bei Siren (Fig. 537) entspringen jederseits die drei vordersten Kiemenarterien aus dem Truncus. Die dritte theilt sich bald nach ihrem Ursprung in zwei ungleich starke Gefässe, wovon das stärkere die eigentliche Fortsetzung des dritten Bogens darstellt, während das schwächere einem vierten Bogen entspricht. Bezüglich der genaueren Details verweise ich auf die Figur 537.

Fig. 538 gibt eine Darstellung der Verhältnisse bei Gymnophionen.

Aus allem diesem erhellt, dass die Arterienbogen der Salamandriden zu denjenigen des Ceratodus in sehr naher Beziehung stehen, in viel näherer, als diejenigen der Perennibranchiaten (Boas).

Bei Anuren-Larven finden sich jederseits vier Kiemenarterien, allein sie sind, im Gegensatz zu den Urodelen, nur durch Capillaren mit den zugehörigen Venen verbunden. Darin liegt insofern ein Vortheil, als hier alles Blut oxydirt wird. Die Lungenarterie entspringt wie bei Urodelen aus der hintersten Kiemenvene, die beiden Aortenwurzeln kommen aber erst viel weiter hinten zur Vereinigung, als bei den lezteren.

Beim erwachsenen Frosch (Fig. 539) ist der dritte Arterienbogen (3) ganz obliterirt und der erste vom zweiten ganz abgeschnürt. Die

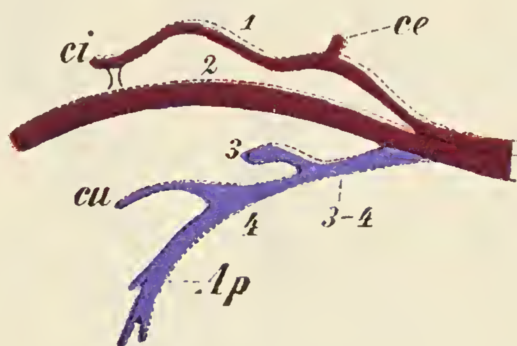


Fig. 539. Die Arterienbogen einer jungen Rana esculenta. Nach J. E. V. Boas.

1—4 Die vier Arterienbogen (vergl. den Text), *ci*, *ce* Carotis interna und externa, *Ap* Arteria pulmonalis, *cu* Arteria cutanea. Zwischen der Carotis interna (*ci*) und dem zweiten Arterienbogen sieht man noch eine letzte, schwache Spur der früher hier vorhandenen Verbindung.

Carotis interna (*ci*) liegt in der Verlängerung des ersten, während die Carotis externa (*ce*) medianwärts daraus entspringt. Der vierte wird zur Arteria pulmonalis (*Ap*) und die starke, zur Hautrespiration in engster Beziehung stehende Arteria cutanea (*cu*) entspringt an der Stelle, wo der dritte Bogen früher mit dem vierten verbunden war.

4) REPTILIEN.

Bei den Reptilien entsteht das Herz, ähnlich wie bei den Amphibien, weit vorne am Halse, in der Nähe der Kiemenspalten, später aber rückt es viel weiter in den Brustraum hinab, als bei Urodelen und Anuren. Am weitesten nach vorne, d. h. in der Höhe des Schultergürtels, treffen wir es zeitlebens bei den Lacertiliern und den Cheloniern; viel weiter hinten liegt es bei den Amphisbaenen, Schlangen und Crocodiliern.

Im Gegensatz zu den Amphibien ist bei den Reptilien (Fig. 540 C) eine Scheidung des Ventrikels in zwei Räume entweder nur angebahnt (Saurier, Ophidier, Chelonier) oder durchgeführt (Croco-

dilier). Stets vereinigen sich zwei Gefässstämme zur Bildung der einfachen Aorta und zwar besteht jede Aortenwurzel entweder aus zwei, mit einander anastomosirenden Gefässbogen, oder je nur aus einem (einige Saurier, Ophidier, Chelonier, Crocodilier). Viel grösser ist die Zahl der Gefässbogen in embryonaler Zeit, wo, wie ich früher schon bemerkte, nicht weniger als fünf vorhanden sind.

Dass sie später einer so bedeutenden Reduction unterliegen, beruht darauf, dass die Reptilien kein Larvenstadium mit Kiemenathmung zu durchlaufen haben, sondern dass sie eine abgekürzte Entwicklung durchmachen.

Wie die Anamnia, so besitzen auch die Reptilien einen rhythmisch pulsirenden Sinus venosus, welcher das venöse Körperblut aufnimmt, um es in den rechten Vorhof zu entleeren. Der linke Vorhof empfängt durch die Lungenvenen rein arterielles Blut.

Was nun zunächst das Herz der Saurier, Ophidier und Chelonier betrifft, so sind die beiden Vorhöfe scharf von einander abgesetzt und umklammern mit ihrem vorderen freien Rand den Truncus

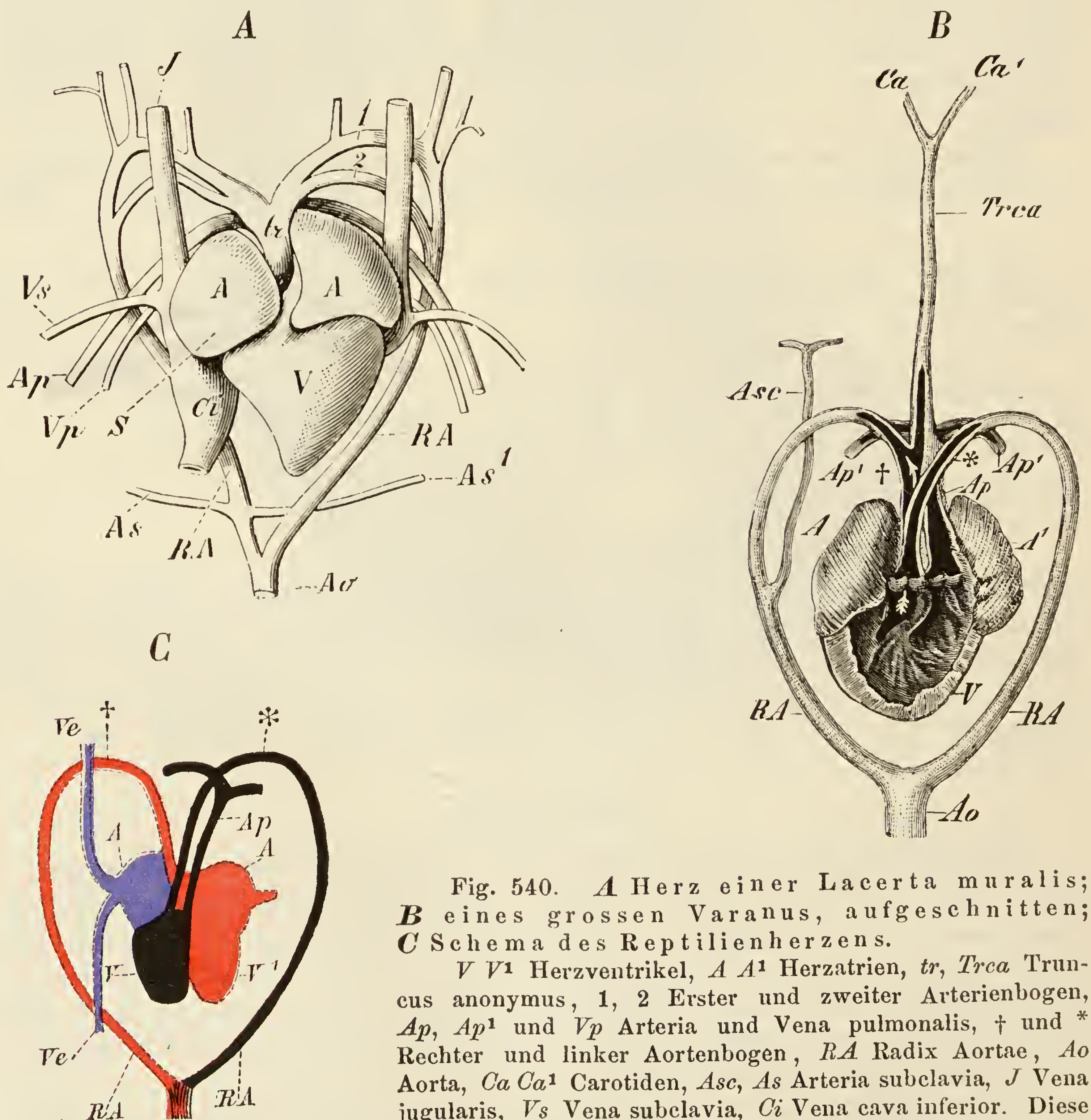


Fig. 540. *A* Herz einer Lacerta muralis; *B* eines grossen Varanus, aufgeschnitten; *C* Schema des Reptilienherzens.

*V V*¹ Herzventrikel, *A A*¹ Herzatrien, *tr*, *Trca* Truncus anonymus, 1, 2 Erster und zweiter Arterienbogen, *Ap*, *Ap*¹ und *Vp* Arteria und Vena pulmonalis, † und * Rechter und linker Aortenbogen, *RA* Radix Aortae, *Ao* Aorta, *Ca Ca*¹ Carotiden, *Asc*, *As* Arteria subclavia, *J* Vena jugularis, *Vs* Vena subclavia, *Ci* Vena cava inferior. Diese drei Venen fliessen in den Sinus venosus *S* zusammen. Die von *S* ausgehende punktirte Linie ist unter das Atrium dextrum (*A*) hinuntergehend zu denken. *Ve Ve* deuten in dem Herzschema dieselben Venen an.

arteriosus (Fig. 540 *AA* [1]). Der Ventrikel (*V*) ist zugespitzt dreieckig (Saurier) oder mehr walzenförmig in die Länge gestreckt (Ophidier) oder endlich mehr in die Breite entwickelt und abgerundet. Letztere Form characterisirt das Herz der Schildkröten [1]), und indem hier auch die beiden Atrien mehr in die Breite entwickelt sind (Fig. 541 **B**), steht es in scharfem Gegensatz zu dem schlanken Herz der Schlangen (Fig. 541 **A**) und Amphisbaenen.

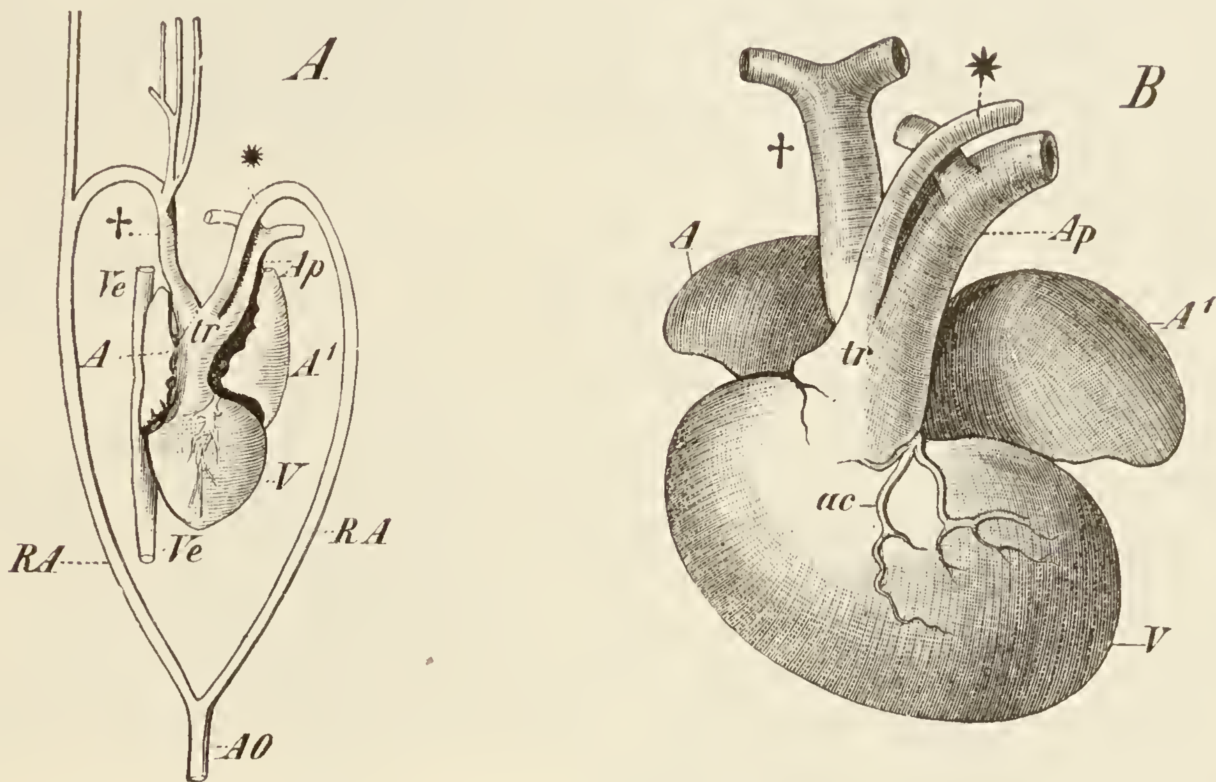


Fig. 541. ***A*** Herz mit den grossen Gefässen von Python; ***B*** Herz einer Schildkröte (Trionyx aegypt.).

V Ventrikel, *A A*[1] Atrien, *ac* Arteria coronaria, *tr* Truncus arteriosus, † und * Rechter und linker Aortenbogen, *Ap* Arteria pulmonalis, *RA* Radix Aortae, *AO* Aorta, *Ve Ve* Die in das rechte Atrium resp. in den Sinus venosus sich ergiessenden venösen Ströme.

So gehört also das Herz — und dies gilt in gleicher Weise für sämmtliche Wirbelthiere — in die Reihe jener Organe, die, wie z. B. die Lungen, die Leber und der Magen, der äusseren Körpergestalt sich im Allgemeinen conform verhalten.

Während die Atrien stets durch ein solides Septum ganz von einander geschieden sind, so dass also in das rechte rein venöses, in das linke rein arterielles Blut einströmt, ist das Septum ventriculorum insofern unvollständig, als es aus einem zu Maschen angeordneten, muskulösen und fibrösen Balkenwerk besteht, das eine Mischung des arteriellen und venösen Blutes bedingt [2]).

Einen theilweisen Ersatz für das Septum bildet ein, in ventraler Richtung in den Ventriculus dexter einspringender Muskelwulst, welcher bei den Varanidae besonders stark entwickelt ist (Fig. 540 **B**). Er grenzt den Eingang zur Pulmonalarterie wie ein Damm gegen die Ostia der Aortenwurzeln ab.

---

1) Zwischen den Eingängen zu den beiden Aorten und zu der Lungenarterie liegt ein unregelmässig birnförmiger Knorpel, der bei älteren Individuen verknöchern kann (Bojanus). Ich finde ihn hie und da maulbeerartig gelappt.

2) Nur die Familie der Varanidae (Fig. 540, ***B***) besitzt ein fast ganz solides Septum ventriculorum, das nur oben, in der Nähe des Ostium venosum dextrum durchbrochen ist.

Die Ventrikelspitze finde ich bei allen den, von mir untersuchten zahlreichen Sauriern, Crocodiliern und Cheloniern durch einen kurzen, fibrösen Faden an dem Boden des Herzbeutels befestigt.

Der Truncus arteriosus, wenn hier überhaupt noch von einem solchen gesprochen werden kann, besteht aus drei starken Gefässen, welche an ihrem Anfangstheil entweder eng mit einander verwachsen sind und so äusserlich ein einheitliches, nur leicht gefurchtes Rohr darstellen (Saurier, Crocodilier, Chelonier), oder welche von Anfang an vollständig von einander getrennt sind (Ophidier). Im ersteren Fall werden die Gefässlumina an der Stelle ihres Zusammenstosses nur durch Septa von einander geschieden und diese sind in phylogenetischer Beziehung aus einer Concrescenz von Klappen hervorgegangen zu denken.

Zwei dieser Gefässe, nämlich die Arteria pulmonalis und der linke Aortenbogen, correspondiren mit dem rechten Ventrikel, führen also vorzugsweise venöses Blut, das dritte Gefäss, der rechte Aortenbogen, entspricht dem linken Ventrikel.

Die Herzklappen haben in der Reihe der Reptilien, sowohl nach Grösse als Zahl, eine bedeutende Reduction erlitten, denn mehr als eine einzige Reihe kommt überhaupt nicht mehr vor und dies gilt auch für alle übrigen Amnioten. Sie finden sich, da und dort durch Fäden mit der Herzwand verbunden, am Uebergang der Atrien in die Ventrikel, und dann, in besserer Ausprägung, am Ursprung der Aortenbogen und der Arteria pulmonalis. Hier treten sie stets zu zweien auf und zwar in Form von Halbmonden.

Was nun das weitere Verhalten der aus dem Herzen entspringenden drei grossen Gefässe anbelangt, so ist es bei den verschiedenen Gruppen der Reptilien nicht überall das gleiche.

Bei Lacertiliern z. B. spaltet sich jede Aortenröhre in einen vorderen und hinteren Gefässbogen, welche sich jedoch bald wieder jederseits zu einem unpaaren Gefäss, d. h. zu der eigentlichen Aortenwurzel verbinden. Aus dem vorderen Bogen, welcher dem dritten der embryonalen Serie entspricht, entspringen die Carotiden, weshalb man ihn auch mit dem Namen des Carotidenbogens bezeichnet; der zweite ist der eigentliche Aortenbogen.

Kurz ehe die beiden Aortenwurzeln hinter dem Herzen in der Medianlinie zusammentreten, entsendet die rechte die beiden Arteriae subclaviae (Fig. 540 *As As*[1]), welche in fast querer Richtung zur Extremität hinüberziehen [1]).

Bei andern Sauriern, wie z. B. bei den Varanidae, Chamaeleonten und Amphisbaenen, fehlen die vorderen (Carotiden-) Bogen ganz, so dass die Aortenwurzel jederseits ab origine aus einem einfachen Gefässe besteht. Die Carotiden können dann aus einem gemeinsamen, sehr langen, an der ventralen Seite der Trachea kopfwärts ziehenden Truncus entspringen, welcher nach Abgabe zahlreicher kleiner, zum Oesophagus, Trachea etc. ziehender Seitenästchen hinter dem Zungenbeinapparat in eine Carotis communis dextra und sinistra zerfällt (Fig. 540, **B**, *Trca*). Er entspringt aus dem Anfangsstück des rechten Aortenbogens.

---

1) Bei den Varanidae (Fig. 540, ***B***, *Asc*) entspringen die beiden Arteriae subclaviae aus einem unpaaren Gefässstamm, welcher ziemlich hoch oben am rechten Aortenbogen abgeht und erst nach ziemlich langem, in der Körperlängsaxe des Körpers erfolgenden Verlauf, in seine beiden Endäste zerfällt.

Mit diesem eben geschilderten Verhalten der grossen Gefässe stimmen die Ophidier im Wesentlichen überein, so dass ich darauf nicht näher

Fig. 542. Schematische Darstellung der Metamorphose der Arterienbogen: *A* bei der Eidechse, *B* bei der Natter, *C* beim Vogel und *D* beim Säugethier. (Nach Rathke). Ansicht von unten.

A. *a* innere, *b* äussere Carotis, *c* Carotis communis, *d* Ductus Botalli zwischen dem dritten und vierten Bogen, *e* rechter Aortenstamm, *f* Subclavia, *g* Rückenaorta, *h* linker Aortenstamm, *i* Lungenarterie, *k* Rudiment des Ductus Botalli zwischen der Lungenarterie und dem System der Rückenaorta.

B. *a* innere, *b* äussere Carotis, *c* Carotis communis, *d* rechter Aortenstamm, *e* Vertebralarterie, *f* linker Stamm der Rückenaorta, *h* Lungenarterie, *i* Ductus Botalli derselben.

C. *a* innere, *b* äussere Carotis, *c* Carotis communis, *d* Körperaorta, *e* vierter Bogen der rechten Seite (Aortenwurzel), *f* rechte Subclavia, *g* Rückenaorta, *h* linke Subclavia (vierter Bogen der linken Seite), *i* Lungenarterie, *k* und *l* rechter und linker Ductus Botalli der Lungenarterien.

D. *a* innere, *b* äussere Carotis, *c* Carotis communis, *d* Körperaorta, *e* vierter Bogen der linken Seite (Aortenwurzel), *f* Rückenaorta, *g* linke Vertebralarterie, *h* linke Subclavia, *i* rechte Subclavia (vierter Bogen der rechten Seite), *k* rechte Vertebralis, *l* Fortsetzung der rechten Subclavia, *m* Lungenarterie, *n* Ductus Botalli derselben.

einzugehen brauche. Dies gilt auch für die Chelonier, nur besteht hier die eigenthümliche Einrichtung, dass die linke Aortenwurzel noch kurz vor ihrer Vereinigung mit der rechten die Eingeweidearterien abgibt. In Folge davon erscheint die Aorta wesentlich als eine Fortsetzung ihrer Radix dextra.

Was endlich das Herz der Crocodilier und speciell das des Alligators betrifft, so liegt es sehr weit hinten, unter dem Sternum und nach rückwärts von der Theilungsstelle der Trachea (vergl. Fig. 543). Es hat eine kegelförmige, nach vorne verbreiterte, nach hinten etwas verjüngte und hier zugleich abgerundete Gestalt. Die Atrien (*A*, *A*[1]), namentlich dasjenige der rechten Seite, sind sehr gross und nur an der

Verbindungsstelle mit den Ventrikeln auf eine kleine Strecke mit den Kammern verwachsen. Sonst liegen sie sehr beweglich und allseitig frei dem übrigen Herzen auf und umfassen mit ihren vorderen, eingekerbten Rändern die austretenden, grossen Gefässe mehr oder weniger vollständig, je nachdem sie mehr oder weniger von Blut erfüllt sind.

Wie früher schon erwähnt wurde, kommt es bei Crocodiliern zum erstenmal unter allen den bis jetzt betrachteten Wirbelthieren nicht allein zur Bildung eines Septum atriorum, sondern auch zu einer soliden Scheidewand zwischen beiden Ventrikeln, so dass wir hier beide Blutarten, die venöse und die arterielle, im rechten, wie im linken Herzen scharf von einander getrennt sehen.

Fig. 543. Herz und grosse Gefässe eines jungen Alligators.

V Ventrikel, *A* Rechtes, A^1 Linkes Atrium, †† Rechter und linker Aortenbogen, *Tc* Truncus anonymus, in dessen Axenverlängerung die Carotis communis und an dessen Seite die Subclavia entspringt, *Ap* Arteria pulmonalis, die sich in ihre beiden Aeste Ap^1 Ap^1 theilt, *RA RA* die beiden Wurzeln der Aorta, *C* Arteria coeliaca, *Ao* Aorta abdominalis.

Gleichwohl existirt eine Vorrichtung, in Folge deren die Möglichkeit einer, wenn auch wahrscheinlich sehr geringen Blutmischung im Aortensystem zugegeben werden muss, ich meine das Foramen Panizzae. Darunter versteht man eine kleine Oeffnung, welche dicht oberhalb der Semilunarklappen in dem die Aorta dextra und sinistra trennenden Septum gelegen ist. Nicht weit davon entfernt liegt, ganz ähnlich wie bei Schildkröten, zwischen dem Ursprung der linken Aorta und der Lungenarterie ein kleiner, unregelmässig geformter Hyalinknorpel.

An den Ostia atrio-ventricularia finden sich jederseits zwei grosse, häutige Klappen, welche sich mit ihren scharfen, geradlinigen Rändern enge aneinanderlegen und so eine schmale, schlitzartige Communicationsöffnung begrenzen.

Ueber das Verhalten der an den Ostia arteriosa befindlichen Semilunarklappen habe ich mich oben schon ausgesprochen.

In Folge des vollständigen Septum ventriculorum wird in den linken Aortenbogen und in die Arteria pulmonalis, welche beide aus der rechten Kammer entspringen, rein venöses, in den aus dem linken Ventrikel kommenden rechten Aortenbogen rein arterielles Blut geworfen. Letzterer gibt zunächst eine starke, nach der linken Seite sich wendende Arteria anonyma ab (Fig. 543, *Tc*), aus welcher die Subclavia sinistra entspringt. Der Hauptstamm tritt, nach Abgabe der letzteren, an die Dorsalseite des Schlundes, läuft zwischen diesem und den hypaxionischen Muskeln des Halses nach vorne, bohrt sich theilweise in letztere ein und zerfällt in eine Carotis communis dextra und sinistra.

Jenseits der Arteria anonyma, und zwar dicht neben ihr, entspringt eine schwächere Arterie, die neben der Vena jugularis nach oben zieht und die Arteria subclavia sinistra abgibt.

5) VÖGEL.

Auch hier erscheint das Herz weit nach hinten, in die Brusthöhle gerückt, an keiner Stelle mehr findet sich aber eine Mischung arteriellen und venösen Blutes.

Im Gegensatz zu den Anamnia und den Reptilien spielen die Atrien der sehr starken Ventrikelabtheilung gegenüber nur eine untergeordnete Rolle.

Sie sind aber im Verhältniss nicht nur viel kleiner geworden, sondern machen auch, indem ihre Ränder mit benachbarten Theilen innig sich verlöthen, mit den Ventrikeln zusammen eine einzige, compacte Masse aus.

Weitaus die grösste Herzabtheilung stellt der linke Ventrikel dar, welcher ausserordentlich muskelstarke Wände besitzt (Fig. 544 **B**, *Vg*).

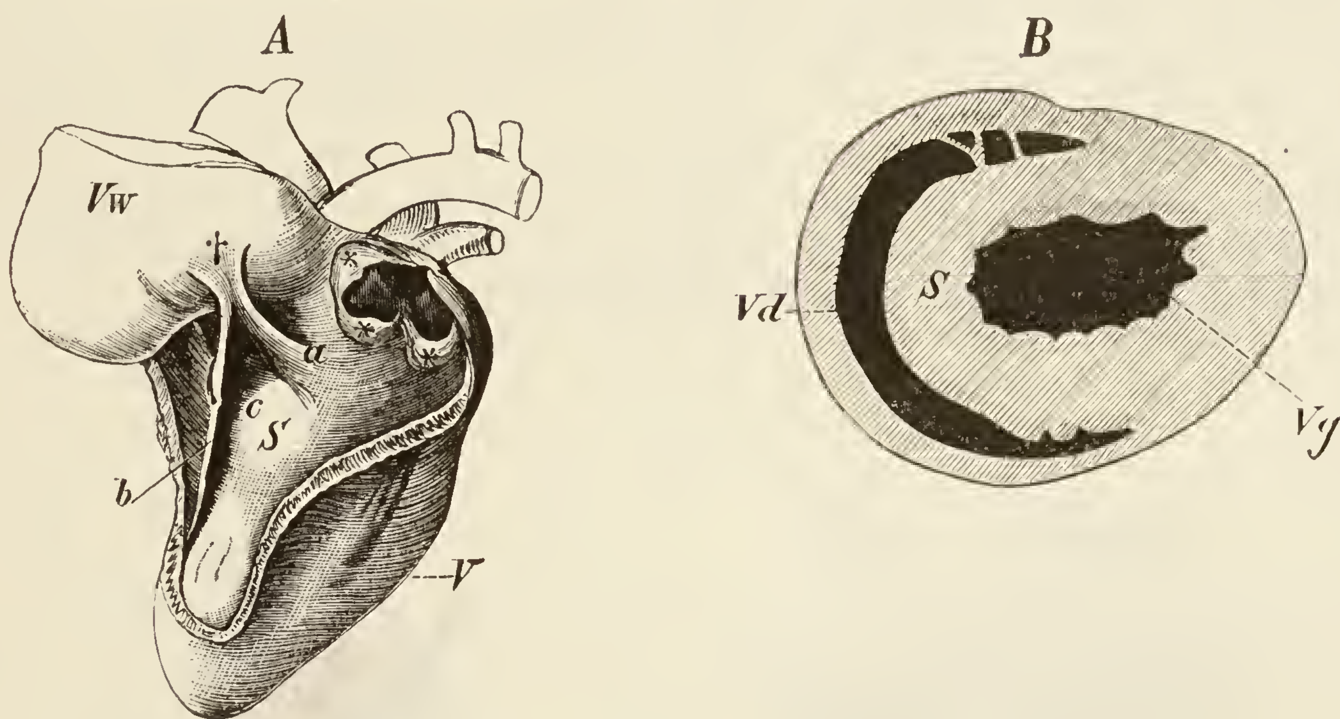


Fig. 544. ***A*** Herz des Schwanes mit aufgeschnittenem rechtem Ventrikel. *Vw* Vordere Ventrikelwand zurückgeschlagen, wodurch die mit zwei Muskelfalten (*a* und *b*) entspringende Atrioventricularklappe gespannt wird, † Ihr Insertionspunkt an der vorderen Ventrikelwand, *c* Eingang in das Ostium atrio-ventriculare, *S* Septum ventriculorum, * * * Die drei Semilunarklappen der A. pulmonalis, *V* Linker Ventrikel.
B. Querschnitt durch den rechten (*Vd*) und den linken (*Vg*) Herzventrikel von Grus cinerca. *S* Septum ventriculorum.

Letztere erzeugen gegen das Lumen herein nur sehr wenige Fleischtrabekeln, dagegen einen sehr gut entwickelten Papillarmuskel, von dem gleich wieder die Rede sein wird. Noch spärlicher entwickelt finden sich jene im rechten Ventrikel, dessen enges, spaltförmiges Lumen um das nach rechts stark ausgebauchte Septum ventriculorum wie herumgebogen erscheint (Fig. 544 **B**, *Vd*).

Die Wandungen der Vorhöfe sind, wie überall, viel zarter als diejenigen der Ventrikel und der rechte erzeugt gegen seine Höhle zu ein reichliches Netz- und Maschenwerk von sogenannten Musculi pectinati, der linke besitzt glatte Wände. Ersterer, welcher die Körpervenen aufnimmt, ist ungleich geräumiger als der linke und erzeugt gegen letzteren herüber eine röhrenartige Ausstülpung, deren Fundus von dem obersten Theil des Septum atriorum ausgefüllt wird [1]).

1) Das Septum habe ich an dieser Stelle bei Cygnus musicus maschig durchbrochen gefunden, so dass hier die Atrien durch minimale Oeffnungen in Communication stehen.

Ausser der oberen und unteren Hohlvene mündet auch noch die Kranzvene in das rechte Atrium ein und zwar liegt die Oeffnung der letzteren, am Uebergang der hinteren in die untere Wand, gerade oberhalb der Atrio-ventricularklappen. Letztere (Fig. 544 **A,** *a, b, c*) zeigen ein höchst eigenthümliches Verhalten, das wir zwar bei den Reptilien schon vorgebildet finden, das sich aber auf die placentalen Säuger nicht fortsetzt. Es handelt sich um zwei, zeltartig ausgespannte Muskellamellen (Fig. 544 *a, b*), welche aus dem Vorhof weit in den Ventrikelraum herabhängen und dabei ihre freien, scharfen Ränder gegen die vordere Wand desselben richten. Nach oben zu convergiren sie und vereinigen sich schliesslich in einem kurzen schmalen Bändchen, welches sie an der vorderen Ventrikelwand befestigt (Fig. 544 **A,** †).

Am Ursprung der Arteria pulmonalis und der Aorta liegen d r e i halbmondförmige Klappen, worin die Vögel mit den Säugern vollkommen übereinstimmen (Fig. 544 **A,** * * *). (Bei den Reptilien haben wir je nur z w e i Semilunarklappen angetroffen).

Im Gegensatz zur rechten Atrio-ventricularklappe finden wir die linke viel reicher differenzirt [1]), indem es sich nicht mehr um einfache musculöse Falten, sondern um fibröse Lamellen handelt, die durch eine reichliche Anzahl von kleinen Sehnchen an fibröse Stellen der Ventrikelwand befestigt und so bei der systolischen Rückstauung des Blutes vor dem Umklappen in den Vorhofsraum geschützt werden.

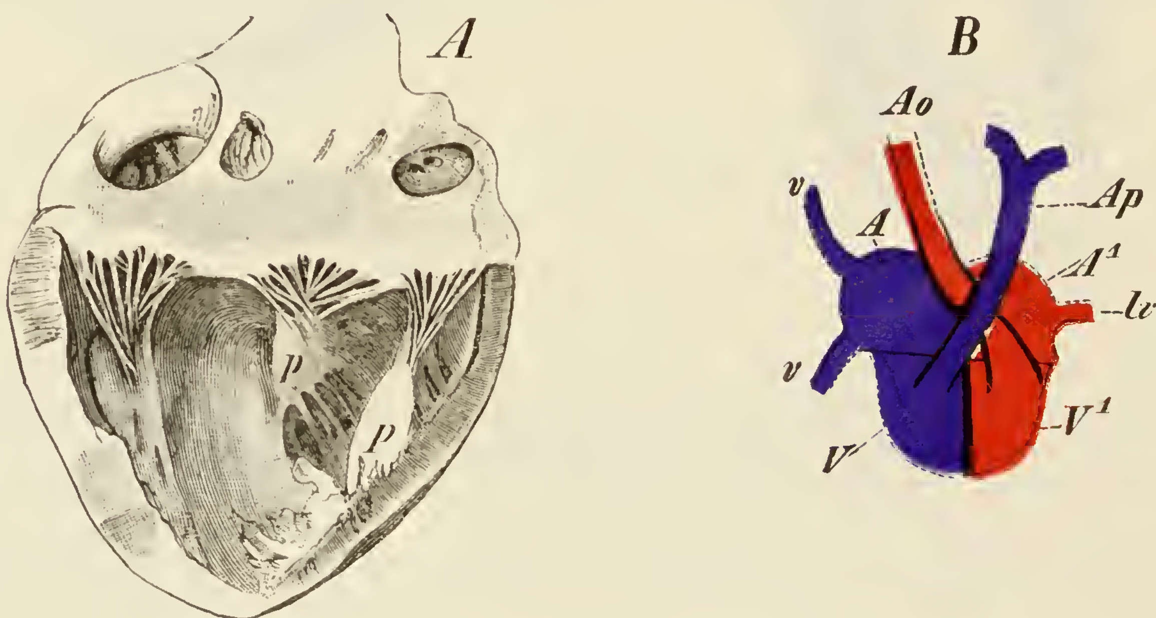


Fig. 545. *A* V a l v u l a a t r i o - v e n t r i c u l a r i s s i n i s t r a d e s S c h w a n e s. *p p* Musculi papillares mit Chordae tendineae.

B. S c h e m a d e s V o g e l h e r z e n s. *V* Rechter, *V*¹ Linker Ventrikel, *A* Rechtes, *A*¹ Linkes Atrium, *Ap* Arteria pulmonalis, *Ao* Aorta, *v v* Körpervenen, welche in das rechte, und *lv* Lungenvenen, welche in das linke Atrium einmünden.

Jene kleinen Sehnen, die als C h o r d a e t e n d i n e a e bezeichnet werden, sind in drei Gruppen angeordnet und zeigen in jeder Gruppe eine radienartige Anordnung (Fig. 545 **A**).

Was die aus dem Herzen entspringenden grossen Gefässe betrifft, so wird der vierte rechte Arterienbogen zum Aortenbogen, während der linke vierte, im Gegensatz zu den Reptilien, wo wir ihn den linken (venösen) Aortenbogen bilden sahen, zur A r t e r i a s u b c l a v i a, also zu einer rein arteriellen Blutbahn wird.

1) „Da die Atrioventricularklappen Differenzirungen der gesammten Innenfläche der primitiven Kammerwand sind, dürfen sie nicht mit den freirandigen, membranösen Klappen der venösen Kammerostien niederer Wirbelthiere zusammengestellt werden" (G e g e n b a u r).

Somit handelt es sich bei Vögeln nur noch um einen einzigen, unpaaren Aortenbogen, allein da und dort (Raptatores) findet man auch hier noch eine Fortsetzung des linken Aortenbogens bis zu seiner Vereinigung mit dem rechten, und zwar in Form eines compacten bindegewebigen Stranges.

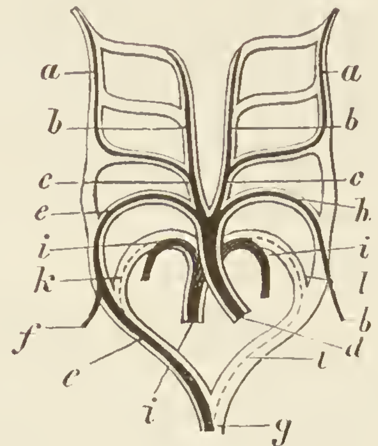


Fig. 546. Schematische Darstellung der Metamorphose der Arterienbogen. (Nach Rathke). *a* Innere, *b* äussere Carotis, *c* Carotis communis, *d* Körperaorta, *e* vierter Bogen der rechten Seite (Aortenwurzel), *f* rechte Subclavia, *g* Rückenaorta, *h* linke Subclavia (vierter Bogen der linken Seite), *i* Lungenarterie, *k* und *l* rechter und linker Ductus Botalli der Lungenarterien.

Aus dem fünften, primitiven Arterienbogen entsteht, ganz wie bei Reptilien, das System der Arteria pulmonalis, welche aus einer kegelförmigen Verjüngung des rechten Ventrikels entspringt.

6) SÄUGER.

Wie die beiden Herzhälften der Vögel, so sind auch diejenigen der Säuger vollkommen von einander getrennt, allein das in embryonaler Zeit weit offene, im Septum atriorum liegende Foramen ovale gedeiht nicht immer zu einem vollkommenen Abschluss. In Folge davon besteht nicht selten zwischen beiden Atrien eine kleine Communicationsöffnung, wie wir ja auch beim Singschwan das Septum nicht durchaus solide getroffen haben.

Welche Bedeutung dem Foramen ovale in foetaler Zeit zukommt, habe ich früher schon auseinandergesetzt und will jetzt nur noch erwähnen, dass die betreffende Stelle zeitlebens in Form einer dünnen, transparenten, rundlich-ovalen Scheibe im Septum atriorum erkennbar bleibt. Der dieselbe zum Theil umziehende Randwulst wird Isthmus Vieusseni genannt und eine ähnliche Falte liegt an der Einmündung der unteren Hohlvene. Sie heisst Valvula Eustachii und ist in embryonaler Zeit dazu bestimmt, den Blutstrom der unteren Hohlvene in das Atrium sinistrum überzuführen. An der Einmündung der Vena coronaria liegt die Valvula Thebesii.

Im Gegensatz zum Vogelherzen finden sich an der Ventralseite jedes Atriums zipfel- oder lappenartige Anhänge, welche frei hervorstehend die Wurzel der Aorta und Arteria pulmonalis umgreifen. Sie werden „Herzohren“ (Auriculae cordis) genannt und entsprechen dem grössten Theil der Vorhöfe der niedrigeren Vertebraten, indem der hintere Abschnitt des Vorhofes (wenigstens rechterseits) aus jenem früher schon erwähnten Venensinus gebildet wird.

Was ich bei den Vögeln von der Stärkedifferenz der Wandungen des rechten und linken Ventrikels gesagt habe, gilt im Wesentlichen auch von dem Herzen der Säugethiere, wenn auch hier der Unterschied kein so bedeutender ist, wie dort.

Gegen die Hohlräume herein entwickelt die Herzwand ein reiches Balken- und Netzwerk von sogenannten Kammmuskeln (Mm. pectinati), ganz ähnlich, wie wir es auch schon bei niedrigeren Wirbelthieren kennen gelernt haben, allein dort kam es (abgesehen von den Vögeln) noch nicht zu einer deutlichen Differenzirung von Papillar-

muskeln. Darunter versteht man zapfen- oder kegelförmige Muskeln, welche mit ihrer breiten Basis von der Ventrikelwand entspringen und mit ihrem spitzen Ende in eine oder mehrere feine Sehnen (Chordae tendineae) auslaufen. Letztere inseriren sich an den membranösen Atrioventricularklappen, welche im rechten, wie im linken Herzen nach demselben Typus gebaut sind, wie ich ihn auf Fig. 455 **A** von einem Vogel abgebildet habe; auch bezüglich der an den Ostia arteriosa liegenden Semilunarklappen herrscht vollständige Uebereinstimmung.

Der rechte und linke Ventrikel bilden, abgesehen von Halicore, wo eine Theilung beider auch äusserlich existirt, eine einzige compacte Masse, die nur durch eine seichte, von einem Ast der Kranzgefässe eingenommene Längsfurche (Fig. 547, *Ac*) in zwei Abschnitte geschie-

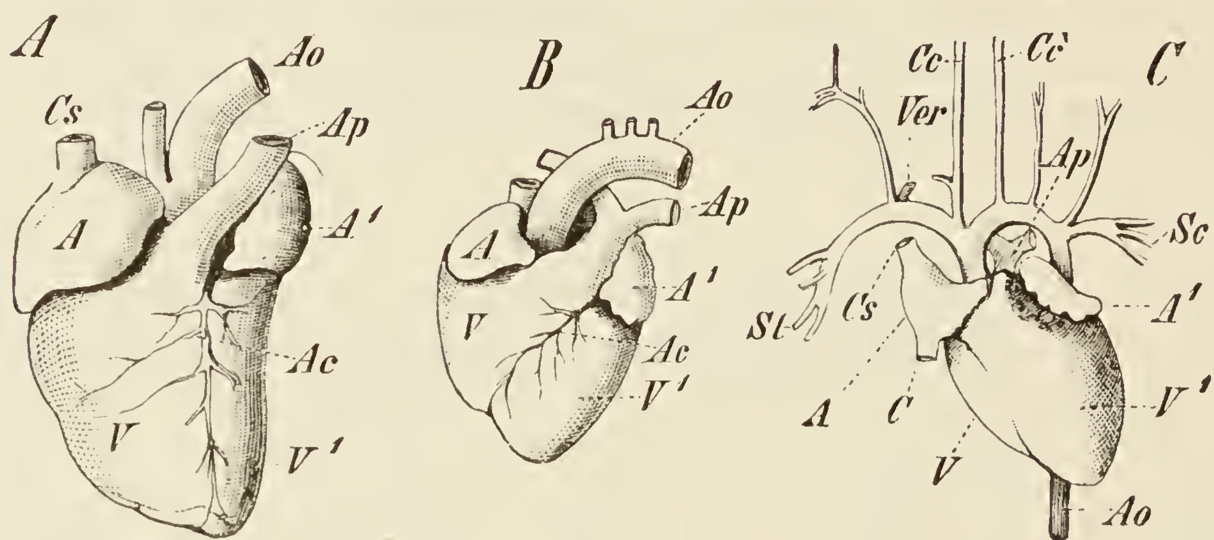


Fig. 547. Drei Herzen von Säugethieren. *A* Von Capra hircus. ***B*** Von Inuus cynomolgus. ***C*** Von Ornithorhynchus paradoxus.
V Rechter, V^1 Linker Ventrikel, *A* Rechtes, A^1 Linkes Atrium, *Ac* Arteria coronaria, *Cs* Vena cava superior, *C* Vena cava inferior, *St Sc* A. subclavia, *Ap* Arteria pulmonalis, *Ao* Aorta, *Ver* A. vertebralis, *Cc Cc* Die Carotiden.

den wird. Diese Furche, welche dem innen gelegenen Septum ventriculorum entspricht, geht an ihrem peripheren Ende nicht durch die Herzspitze hindurch, sondern nimmt ihren Weg rechts daran vorbei, so dass jene einzig und allein vom linken Ventrikel gebildet wird.

In embryonaler Zeit liegt das Herz, wie dies bei den Anamnia zeitlebens der Fall ist, weit vorne in der vorderen Brust- und hinteren Halsgegend, später aber rückt es weiter nach hinten in den Brustraum herein und kommt zwischen die Lungen zu liegen. Dabei fällt seine Längsaxe mit der Medianebene des Körpers zusammen, oder weicht sie, wie bei den Affen und dem Menschen, nach links davon ab, woraus eine schräge Herzstellung resultirt.

Das Pericardium, in welches nicht nur das Herz selbst, sondern auch die ein- und austretenden grossen Gefässe eine Strecke weit einbezogen werden, ist mit der Kuppel des Zwerchfells verwachsen.

Was nun die aus dem Herzen entspringenden arteriellen Gefässe betrifft, so existirt im Vergleich mit den Vögeln der grosse Unterschied, dass nicht der vierte primitive Aortenbogen rechterseits, sondern derjenige linkerseits zum definitiven Aortabogen wird. Der rechte wird zur Subclavia sinistra.

Bezüglich der Ursprungsverhältnisse der Carotiden und Subclavien aus dem Aortenbogen herrschen sehr grosse Verschiedenheiten. So

können die Carotiden jederseits gemeinschaftlich mit der betreffenden Subclavia entspringen, in welchem Falle man von einem Truncus anonymus s. brachiocephalicus dexter und sinister sprechen kann (Chiropteren) (Fig. 548 A, tb), oder existirt nur ein rechtsseitiger Truncus brachiocephalicus und eine selbständige, linke Subclavia,

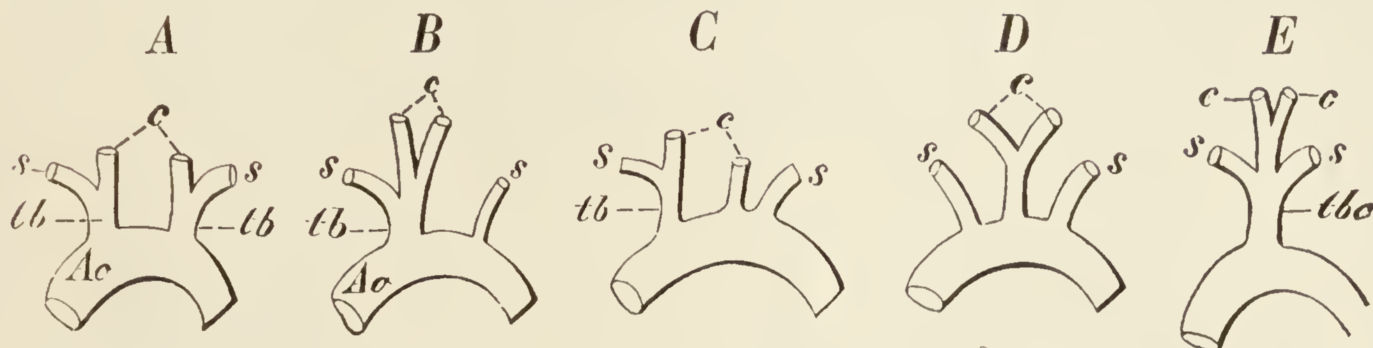


Fig. 548. Fünf verschiedene Modificationen der aus dem Arcus Aortae entspringenden grossen Gefässe.

Ao Aortabogen, *tb* Truncus brachio-cephalicus, *tbc* Truncus brachio-cephalicus communis, *c* Die Carotiden, *s* Arteriae subclaviae.

in welchem Falle dann die Carotiden entweder getrennt, oder mit einem gemeinsamen Stamm aus jenem Truncus entspringen können (Fig. 547 B). Ersteres gilt für gewisse Carnivoren, Nager und viele andere Thiere, letzteres ebenfalls für manche Carnivoren, Insetivoren und für die Tylopoden.

Wieder in anderen Fällen, wie z. B. bei Ornithorhynchus, manchen Beutelthieren, Edentaten, bei vielen Nagern, Prosimiae, Simiae und Homo, besteht ein Truncus brachiocephalicus dexter, eine getrennte Carotis sinistra und Subclavia sinistra (Fig. 547 C). Eei Elephanten, bei Lutra, beim Biber u. a. begegnen wir einer selbständig entspringenden, rechten und linken Subclavia und einem gemeinsamen, unpaaren Carotidenstamm (Fig. 548 D); bei den meisten Ungulaten endlich existirt ein Truncus brachiocephalicus communis (Fig. 548 E).

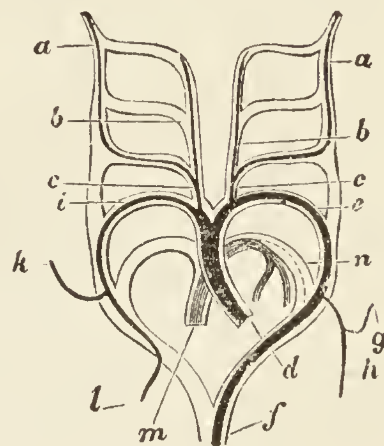


Fig. 549. Schematische Darstellung der Metamorphose der Arterienbogen. (Nach Rathke). Ansicht von unten.

a Innere, *b* äussere Carotis, *c* Carotis communis, *d* Körperaorta, *e* vierter Bogen der linken Seite (Aortenwurzel), *f* Rükkenaorta, *g* linke Vertebralarterie, *h* linke Subclavia, *i* rechte Subclavia (vierter Bogen der rechten Seite), *k* rechte Vertebralis, *l* Fortsetzung der rechten Subclavia, *m* Lungenarterie, *n* Ductus Botalli derselben.

Was den fünften primitiven Aortenbogen anbelangt, so schwindet derjenige der rechten Seite vollständig, während der linke zu der, in einen Ramus dexter und sinister sich theilenden, Lungenarterie wird. Letztere communicirt in embryonaler Zeit mit dem linken Aortenbogen, später aber obliterirt der Verbindungscanal zu dem soliden Ligamentum Botalli. In seltenen Fällen erhält sich auch beim Menschen rechterseits noch eine Spur des 5. primit. Aortenbogens, also ein rechter Ductus Botalli (A. Brenner).

Arteriensystem.

Es besteht, wie schon oben erwähnt, aus einem in der Medianebene des Körpers, unterhalb der Wirbelsäule liegenden Hauptgefässe, der Aorta, und wie diese bei den verschiedenen Wirbelthiergruppen aus den Kiemengefässen entsteht, habe ich ebenfalls früher schon zur Genüge erläutert. Ebenso wurden die nach vorne zum Hals und Kopf, sowie zu der vorderen Extremität strebenden grossen Gefässe, die Carotiden, schon vorübergehend erwähnt, auch theilweise beschrieben, so dass mir nur das weitere Schicksal derselben zu schildern übrig bleibt. Zunächst ist zu bemerken, dass bei vielen Fischen (Myxinoiden, Squaliden, Ganoiden, Teleostiern) die Aortenwurzeln resp. die vordersten Kiemenvenen nicht allein nach hinten (zur Bildung der unpaaren Aorta), sondern auch nach vorne (zur Bildung eines sogenannten Circulus cephalicus) bogenförmig zusammenfliessen (Fig. 550 **A**, *ce*), in welchem Falle dann die Carotiden, sowie eine unpaare Kopfarterie aus diesem Circulus entspringen.

Letztere findet sich bei Myxinoiden und begibt sich zur Nase, zum Nasengang u. s. w. Die Carotis externa versorgt in der ganzen Wirbelthierreihe die äussere Kopffläche mit ihren Muskeln, das Gesicht, die Zunge und die Kaumuskeln. Die Carotis interna ernährt, wenn auch nicht überall ausschliesslich, das Gehirn und das Sehorgan[1]).

Die Arteria subclavia zeigt bei Fischen einen noch sehr unbeständigen Ursprung; bald kommen die Gefässe beider Seiten aus einem gemeinsamen Stamm der beiden vorderen Kiemengefässe, bald symmetrisch aus je einer Aortenwurzel, oder auch aus dem ersten Anfang der Aorta selbst, oder endlich ist ihr Ursprung ein unsymmetrischer u. s. w.

Bei Amphibien und den Amnioten entspringen die Arteriae subclaviae aus den oder dem Aortenbogen, symmetrisch oder asymmetrisch, direct oder indirect aus einer Arteria brachio-cephalica (Arteria anonyma).

Sie gibt die Arteria vertebralis ab, und wird, in das Gebiet der freien Extremität übertretend, zur Arteria axillaris und brachealis. Letztere theilt sich wieder in einen Ramus ulnaris und radialis, aus welchen in der Vola manus der hohe und der tiefe Hohlhandbogen hervorgehen.

Ausser den Arteriae subclaviae entspringen in der Rumpfhöhle von der Aorta descendens Aeste, die sich, unter ausserordentlich zahlreichen Variationen nach Zahl und Stärke, zum Darm

---

1) Bei Fischen spielt eine grosse Rolle die Arteria hyoidea, welche aus der ersten Kiemenvene hervorgeht. Sie erzeugt an der (gewöhnlich vorhandenen) Nebenkieme ein Wundernetz, aus dem sich weiterhin die Arteria ophthalmica magna entwickelt. Diese tritt in den Augapfel und löst sich hier in der sogenannten Chorioidaldrüse abermals in ein Wundernetz auf, aus welchem die Gefässe für die Chorioidea entspringen. Von hier aus wird das venöse Blut durch die Vena ophthalmica in die Drosselvene übergeführt.

Während sich die Aorta bei den meisten Fischen als Aorta descendens nur nach hinten fortsetzt, thut sie dies bei Myxinoiden auch nach vorne zu und bildet so eine Arteria vertebralis impar, welche sich an ihrem Ende in den oben erwähnten Circulus cephalicus, d. h. in die hier zwischen den beiden inneren Carotiden befindliche Commissur einsenkt.

und seinen Adnexa, zum Urogenitalapparat, zu den Körperwänden, zum Schwanz, Becken und zu den hinteren Extremitäten begeben. (Vergl. die Fig. 550—552).

Man spricht also z. B. bei Fischen, Amphibien und auch bei Reptilien von einer Ateria coeliaco-mesenterica, welche, in der Regel aus der linken Aortenwurzel entspringend, die bei höheren

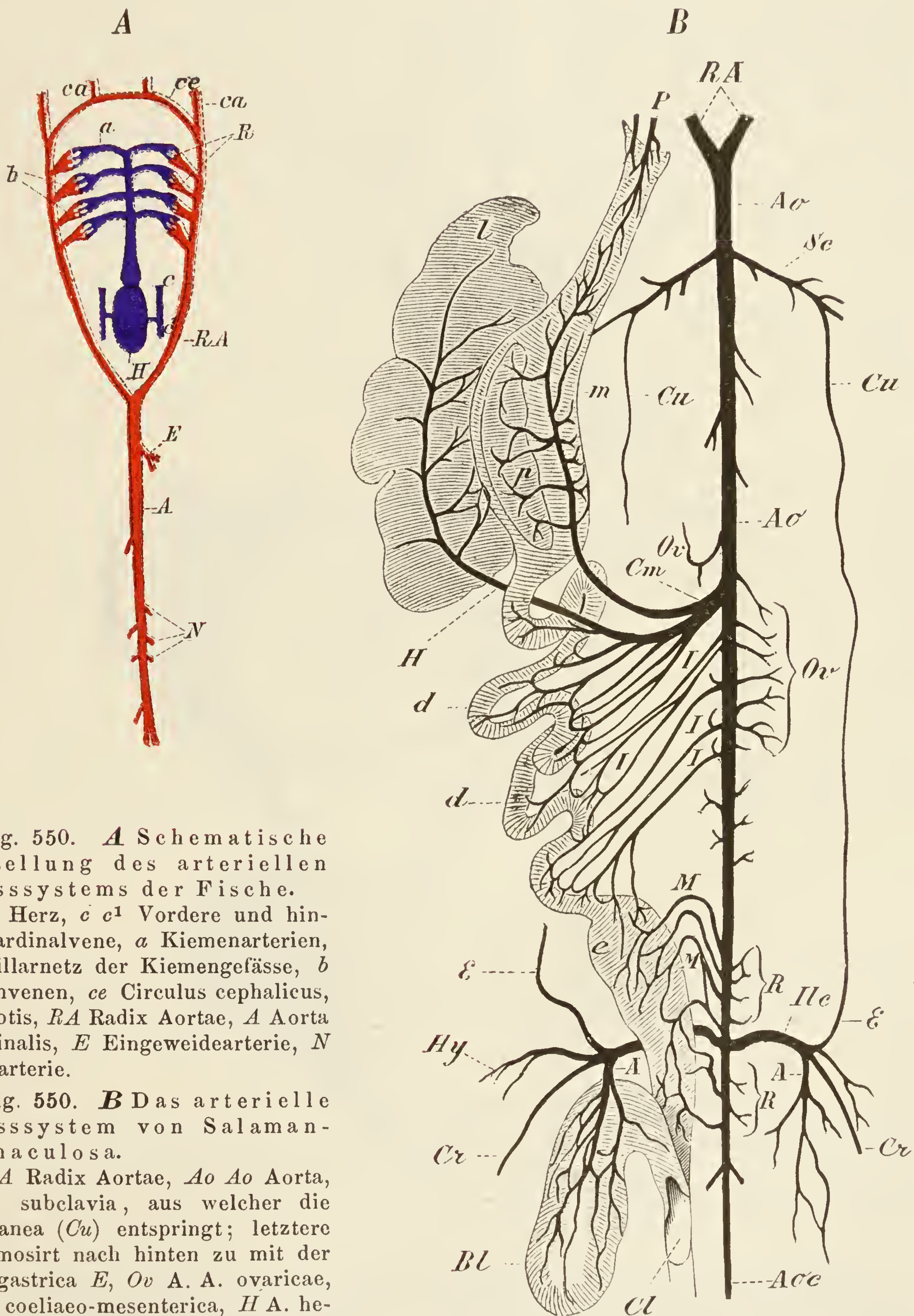


Fig. 550. ***A*** Schematische Darstellung des arteriellen Gefässsystems der Fische.

H Herz, *c* c^1 Vordere und hintere Cardinalvene, *a* Kiemenarterien, *R* Capillarnetz der Kiemengefässe, *b* Kiemenvenen, *ce* Circulus cephalicus, *ca* Carotis, *RA* Radix Aortae, *A* Aorta abdominalis, *E* Eingeweidearterie, *N* Nierenarterie.

Fig. 550. ***B*** Das arterielle Gefässsystem von Salamandra maculosa.

RA Radix Aortae, *Ao Ao* Aorta, *Sc*, A. subclavia, aus welcher die A. cutanea (*Cu*) entspringt; letztere anastomosirt nach hinten zu mit der A. epigastrica *E*, *Ov* A. A. ovaricae, *Cm* A. coeliaeo-mesenterica, *H* A. hepatica, *I I I* zum Mitteldarm sich begebende A. A intestinales, *M M* Mastdarm-Arterien, *R R* A. A. renales, *Ilc* A. iliaca communis, *Cr* A. cruralis, *Hy* A. hypogastrica, *A A* Allantoisarterien, *Aoc* Aorta caudalis.

Bezeichnungen des Tract. intestin. *P* Pharynx und Schlund, *m* Magen, *p* Pankreas, *l* Leber, *d d* Dünn- oder Mitteldarm, *e e* Enddarm, *Bl* Harnblase, *Cl* Cloake.

Typen getrennt auftretende Arteria coeliaca und mesenterica vertritt. Erstere führt das Blut zum Magen, zu der Milz, zum Pankreas, zur Leber und wohl auch noch zum Anfangstheil

Fig. 551. Das arterielle Gefässsystem von Emys europaea.

Tr Trachea, *Br Br* die beiden Bronchien, *m* Magen, *d d* Dünn- oder Mitteldarm, *e* Enddarm. *Ap* A. pulmonalis, *Cac* Carotides communes, *Tr Oe*, *Oe* Ramuli ad tracheam et oesophagum, *Sc* A. subclavia, *Ver* A. vertebralis, *RA* Radix Aortae, *Ao* Aorta, *Co*, *Co*[1] und *Me* Arterien der hier in Form eines grossen Gefässbüschels entspringenden A. coeliaco-mesenterica, *UG* A. A. uro-genitales, *Cr* A. cruralis, *E* A. epigastrica, *H* A. hypogastrica, *Is* A. ischiadica, *MD* Mastdarmarterien, *C* A. caudalis.

des Miteldarmes. Letztere dient zur Ernährung des Mitteldarmes[1]).

Ausser diesen Gefässen, von welchen die A. mesenterica durch eine grosse Anzahl kleinerer, selbständig entspringender Gefässe vertreten sein kann, findet sich noch eine Arteria mesenterica posterior s. inferior, welche sich zum Enddarm begibt. Sie kann ebenfalls mehrfach auftreten.

Die Arteriae renales und genitales, welche bei Anamnia und auch bei Amnioten in der Regel in grosser Zahl vorhanden sind, werden bei den höheren Typen spärlicher, nehmen aber an Volum zu.

Die Aorta caudalis, die sich in den von unteren Bogen gebildeten Canal einbetten kann, steht bezüglich ihrer Entwicklung selbstverständlich in gerader Proportion zur Stärke des Schwanzes. So wird man sie sehr lang finden bei Sauriern und Urodelen, sehr rudimentär bei Primaten (Homo). Im letzteren Fall spricht man von einer Sacralis media. (Siehe Fig. 551.)

Auch am Rumpftheil kann die Aorta in einen an der Ventralseite der Wirbelsäule liegenden und von Fortsätzen der Wirbelkörper gebildeten Canal eingeschlossen sein, worauf ich schon bei der Anatomie der Wirbelsäule der Knorpelganoiden aufmerksam gemacht habe. Aehnliches kommt übrigens auch bei Knochenfischen vor. (Siehe Fig. 518 auf S. 677).

Der verschiedenen Lagerung des Beckens entsprechend sind die für die Hinterextremitäten bestimmten Arteriae iliacae bei den verschiedenen Wirbelthiergruppen einander nicht homolog, lassen sich also nicht durch Vererbung, sondern durch jeweilige Anpassung an verschiedene Verhältnisse erklären. So übernehmen z. B. bei Reptilien und Vögel die Arteriae ischiadicae die Rolle der Arteria cruralis der Säugethiere, bei welchen dann die durch das Foramen ischiadicum majus austretenden Arteriae ischiadicae in der Regel nur eine untergeordnete Rolle spielen.

Auf die verschiedenen, ausserordentlich mannigfaltigen Modificationen der Theilungsäste der genannten Arterien kann hier nicht näher eingegangen werden.

Venensystem.

Ich habe das Venensystem schon oben, anlässlich der embryonalen Anlage desselben so ausführlich betrachtet, dass ich füglich darauf zurückverweisen kann. Um übrigens noch einmal einen Gesammtüberblick zu gewinnen, fasse ich das dort Vorgebrachte noch einmal kurz zusammen.

Abgesehen von der, nur in foetaler Zeit in voller Funktion stehenden **Subintestinalvene** besteht das venöse System der Fische aus dem vorderen und hinteren Paar der **Cardinalvenen**, wovon sich jedes in einen Querstamm, den Ductus Cuvieri vereinigt. Dieser mündet in den Sinus venosus des Herzens.

Zwischen die Caudalvene und die Cardinalvenen kann ein Nierenpfortader-Kreislauf eingeschoben sein und ebenso ver-

---

1) Eine Eigenthümlichkeit der Amphibien liegt in dem Auftreten der starken, zur Hautathmung in wichtiger Beziehung stehenden Art. cutanea (Fig. 550 ***B***, *Cu*). Sie entspringt aus der Subclavia, läuft in den Körperdecken nach hinten, bis sie mit der Arteria epigastrica anastomosirt.

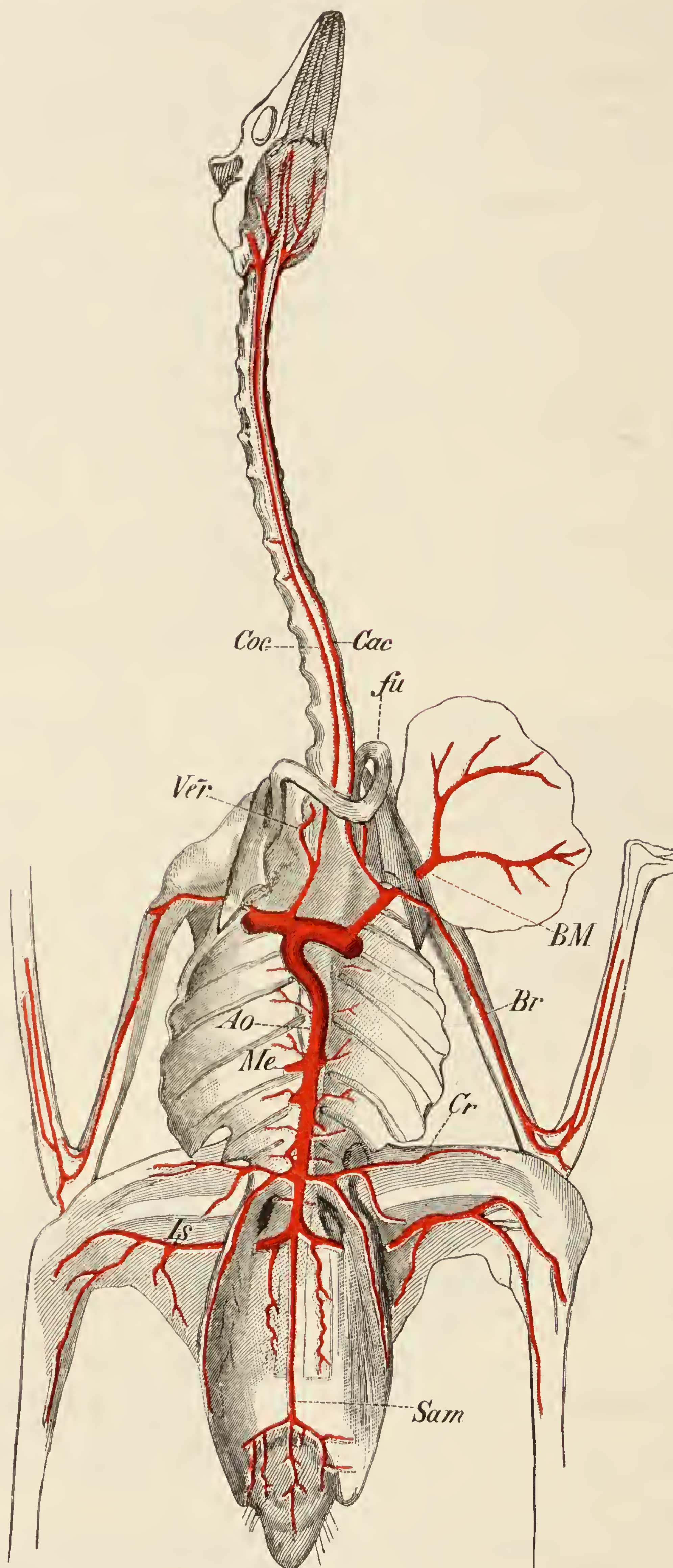


Fig. 552. Arterielles Gefässsystem der Gans.
Ao Aorta, *Coc*, *Cac* Carotides communes, *BM* Die zur Brustmuskulatur gehende, starke A. thoracica, *Ver* A. vertebralis, *Br* A. brachialis, *Me* A. mesenterica, *Cr* A. cruralis, *Is* A. ischiadica, *Sam* A. sacralis media, *fu* Furcula.

hält sich der Gefässapparat, welcher das venöse Blut des Darmes durch die Leber hindurch in die Venae hepaticae und von hier in den Sinus communis des Herzens führt.

Welchen Wandlungen das System der hinteren Cardinalvenen in der Wirbelthierreihe unterliegt, habe ich früher schon ausführlich geschildert und so will ich nur noch bemerken, dass von den Amphibien an das System der **unteren Hohlvene**, welche das venöse Blut zunächst aus der Niere, weiterhin aber, d. h. von den Vögeln an, auch aus den hinteren Extremitäten und aus dem Becken bezieht, eine immer grössere Rolle spielt. Ihr ordnen sich auch die **Venae vertebrales**, d. h. die aus den Körperdecken das Blut beziehenden **Vena azygos** und **hemiazygos** unter, welche an Stelle der Cardinalvenen entstanden sind. Sie münden in die oberen Cardinalvenen, zunächst aber in die Ductus Cuvieri.

Ein Nierenpfortaderkreislauf tritt von den Vögeln an nicht mehr auf, wohl aber bleibt das Pfortadersystem der Leber bis zu den Säugethieren hinauf bestehen.

Die vorderen Cardinalvenen zeigen ein viel conservativeres Verhalten als die hinteren. Sie bilden mit den Ductus Cuvieri zusammen die **oberen Hohlvenen** und führen als solche das venöse Blut der oberen Körpertheile zum rechten Herzen.

Bei den Aplacentalia, sowie bei vielen Nagern und Insektenfressern persistiren beide obere Hohlvenen das ganze Leben hindurch, bei andern aber unterliegt das Gefäss der linken Seite der früher schon geschilderten Reduction (Carnivoren, Cetaceen, Primaten). In engem Connex damit wird die, ihre Verbindung mit der linken oberen Hohlvene aufgebende Azygos sinistra zur Hemiazygos, d. h. sie setzt sich mit der Azygos dextra durch Queranastomosen in Verbindung.

Eine grosse Rolle spielt bei Amphibien und Reptilien eine ursprünglich paarige, im Laufe der Entwicklung aber unpaar werdende Vene, welche zum grössten Theil aus den beiderseitigen Crural-Venen, zum kleineren aber aus einem Capillar-Netz des Blasenscheitels entspringt. Sie zieht an der vorderen Bauchwand empor, gelangt zur Leber und löst sich hier im Portalsystem auf. Dies ist die vordere Abdominal- oder Allantoisvene, welche sich nach Beddard auch noch auf Echidna vererbt hat.

Wundernetze.

Unter Wundernetzen versteht man den plötzlichen Zerfall eines venösen oder arteriellen Gefässes in ein Büschel feiner Aeste, die unter einander anastomosirend, schliesslich in ein Capillarnetz sich auflösen oder nach ihrer Auflösung wieder zu einem grösseren Gefäss confluiren. Im ersteren Falle spricht man von einem unipolaren, monocentrischen oder diffusen Wundernetz, im letzteren, wo es sich also um ein Vas afferens und efferens handelt, von einem Rete mirabile bipolare s. amphicentricum. Handelt es sich dabei nur um Arterien oder nur um Venen, so spricht man von einem Rete mirabile bipolare simplex



Fig. 553. Rete mirabile bipolare simplex.

(Fig. 553), sind aber beiderlei Gefässe unter einander gemischt, so nennt man es Rete mirabile geminum s. conjugatum s. mixtum [1]).

Diese Wundernetze, die immer die Verlangsamung des Blutstromes und dadurch eine Veränderung der Diffusionsverhältnisse zum Ziele haben, finden sich ausserordentlich zahlreich von den Fischen an bis zu den Säugethieren. Häufig liegen sie im Bereich der Carotiden z. B. in der Pseudobranchie und Chorioidea des Auges der Fische, an den Augenästen der Carotis interna bei Vögeln und an derselben Arterie bei Wiederkäuern, ehe sie sich in das Gehirn verzweigt. Ferner an der äusseren und inneren Kieferarterie mancher Säuger.

Auch im Bereich der Intercostalarterien (Delphine, Pinnipedier, Wale) und der Bauchgefässe (Mesenterium des Menschen) finden sich Wundernetze; so an den Lebervenen, an der Pfortader, den Darmvenen, an der Arteria coeliaco-mesenterica zahlreicher Fische, besonders der Selachier.

Am Allgemeinsten verbreitet finden sich bipolare Wundernetze in den Nieren der Wirbelthiere, wo sie die sogenannten Glomeruli renales bilden und wo zugleich ihre oben angedeutete physiologische Aufgabe am klarsten liegt.

Endlich finden sich noch Wundernetze im Bereich der Becken-, Brachial-, Femoral- und Caudalarterien der Edentaten und z. Th. auch der Monotremen. Zwillings-Wundernetze liegen an den Arm-, Schenkel- und Schwanzgefässen von Bradypus tridactylus.

Von ausserordentlicher Stärke sind die aus der Art. vertebralis entspringenden einfachen und amphicentrischen Wundernetze im Schwanze der Lacertilier und Scinke und vielleicht beruht die Regenerationsfähigkeit des Schwanzes dieser Thiere auf ihnen. Sie reichen vom Sacrum bis zur Schwanzspitze. Auch an der dorsalen Pharynxwand des Frosches findet sich ein prachtvolles, bipolares Wundernetz.

Lymphgefäss-System.

Das Lymphgefässsystem erscheint seiner physiologischen Stellung wegen zwischen das arterielle und venöse System gewissermaassen eingeschoben. Es wurzelt einerseits im Parenchym und den grossen serösen Spalträumen des Körpers, andrerseits in den die Nahrungsstoffe zuführenden Chylusbahnen des Darmes.

In seinem ersten Auftreten bei den Anamnia — und dies gilt auch noch für viele Reptilien — ist es z. gr. Th. an die grossen Blutbahnen, resp. an das Herz und den Herzbeutel geknüpft d. h. die Adventitia derselben zeigt sich aufgeblättert und die so entstehenden lacunären Spalträume sind von Lymphe erfüllt. Man spricht daher von den „Lymphscheiden“ der Blutgefässe. Abgesehen davon finden sich aber bereits bei **Fischen** zahlreiche, selbständige Lymphbahnen, welche von einem Capillarnetz unter der Haut und stets in engen Lagebeziehungen zu den „Schleimcanälen“, wie vor allem zur Linea lateralis, entspringen. Die grösseren Lymph-

1) Je nach dem Verlauf und der Anordnung der Gefässe (büschel-, quasten-, netz-, schlangen- oder federartig etc.) kann man weitere Unterabtheilungen machen.

gefässe verbreiten sich in den Ligamenta intermuscularia und namentlich an der Basis der Flossen. Besonders reich ausgestattet ist der Tractus intestinalis und überhaupt das ganze Eingeweide-System der Rochen und Haie.

Bei den letzteren sind die Lymphbahnen spärlicher als bei den Rochen und dies gilt noch mehr für die Teleostier, wo sie vorzugsweise im Bereich der Wirbelsäule liegen. Sie halten sich hier in ihrem Lauf an die oberen und unteren Processus spinosi und confluiren zu zwei grösseren Längsstämmen, wovon der eine an der Ventralseite der Columna vertebralis, der andere im Innern derselben seine Lage hat.

Unter der äusseren Haut der **Amphibien**, wie namentlich unter der der Anuren (Fig. 554, 1—14), finden sich weite, lacunäre Lymphräume, welche durch dünne, bindegewebige Scheidewände von einander abgekammert werden. In Folge dessen ist die Haut ausserordentlich leicht verschiebbar und vom Körper abhebbar. Jene subcutanen Lymphräume stehen mit den Rumpflymphsäcken des Cavum peritoneale in offener Verbindung.

Dass man es hier wirklich mit Lymphräumen zu schaffen hat, hat schon Johannes Müller dadurch bewiesen, dass sich jene von den, weiter unten zu besprechenden, Lymphherzen aus aufblasen lassen. Weitere Beweise wurden von v. Recklinghausen dadurch erbracht, dass er

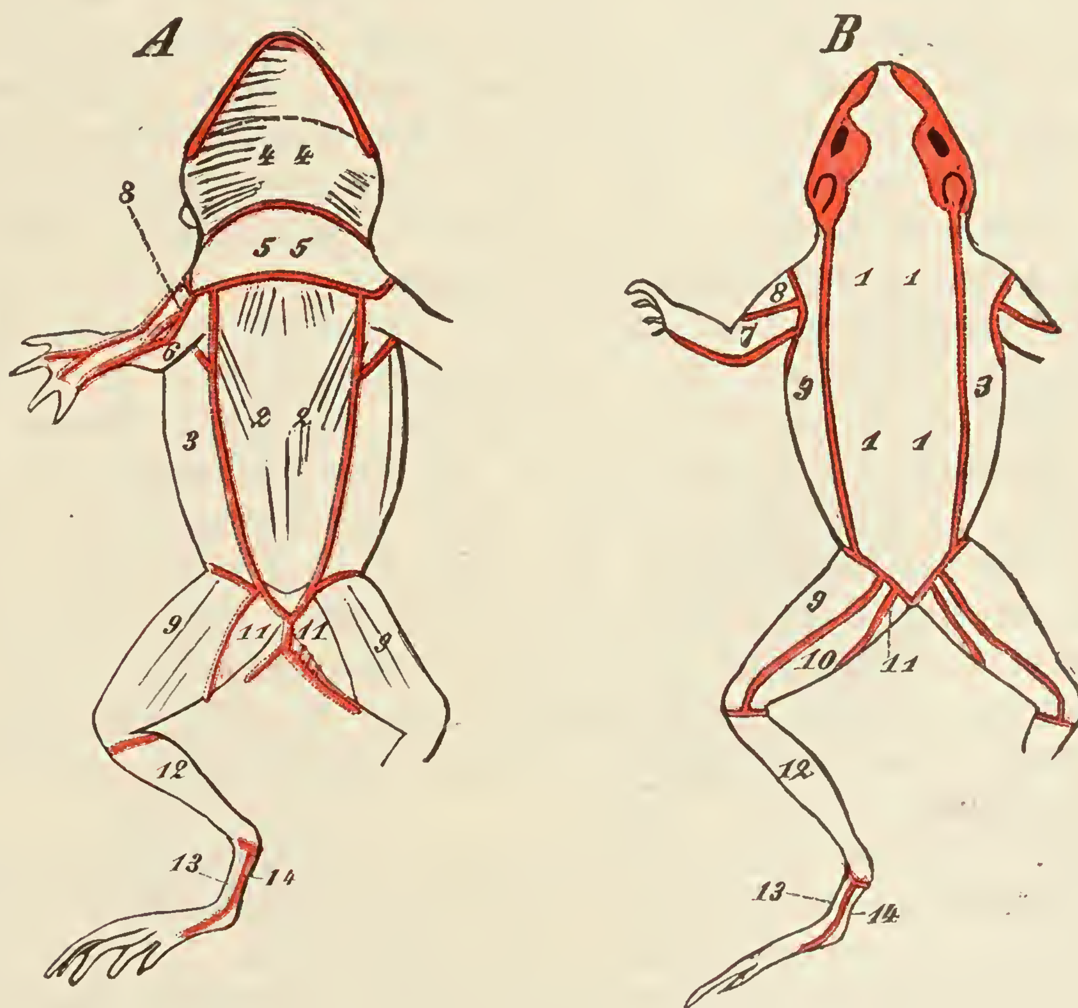


Fig. 554. Lymphsäcke von Rana esculenta nach A. Ecker.

1) Saccus cranio-dorsalis.
2) ,, abdominalis.
3) ,, lateralis.
4) ,, submaxillaris.
5) ,, thoracicus.
6) ,, brachio-ulnaris.
7) ,, brachio-radialis.
8) Saccus brachialis anterior.
9) ,, femoralis.
10) ,, suprafemoralis.
11) ,, interfemoralis.
12) ,, cruralis.
13) ,, dorsalis pedis.
14) ,, plantaris.

die Fortbewegung der Flüssigkeit in den Säcken und ihren Uebertritt in den Blutstrom experimentell festzustellen vermochte.

Von den Lymphsäcken aus, die mit einander communiciren, kann man durch Anwendung von constantem Druck nicht nur die Lymphherzen, sondern auch die Lymphgefässe der Haut und diejenigen der Rumpfhöhlen injiciren (Ecker).

Die subcutanen Lymphsäcke (Fig. 554, 1—14) beschränken sich nicht auf den Rumpf, sondern greifen auch auf die Extremitäten über, so dass man nicht nur von einem Saccus cranio-dorsalis, lateralis, iliacus, abdominalis etc., sondern auch von einem Saccus brachio-radialis, femoralis, supra- und inter-femoralis, cruralis, dorsalis und plantaris pedis etc. reden kann.

Wie bei den Fischen, so finden sich auch bei den Amphibien Lymphbahnen mit selbständigem Verlauf, wie z. B. in der Haut. So ist die Schwimmhaut des Frosches, sowie die Schleimhaut des Gaumens sehr reich an Lymphgefässen, welche ein weites Maschenwerk erzeugen und keine von den grösseren Blutgefässen irgendwie abhängige Anordnung zeigen. Sehr reich an Lymphgefässen sind auch die Augenlider und die Nickhaut.

Die Lymphgefässe des Darmes gehen bei Amphibien alle, wie Panizza und Rusconi dargethan haben, in einen gemeinsamen, grossen Lymphsinus über, der sich zwischen den beiden Mesenterialblättern bis zur Wirbelsäule erstreckt und sich dort beträchtlich erweitert. Er umhüllt die Aorta, welche durch feinste Bindegewebsbalken darin fixirt wird, und steht durch zahlreiche, eine selbständige Wandung besitzende Lymphbahnen mit dem Darm und vielen andern Eingeweiden in Verbindung. Man nennt ihn den subvertebralen Lymphraum; er findet sich bei allen Amphibien und auch bei Fischen, allwo er auch paarig sein kann.

Bei den **Reptilien** beobachten wir, wie oben erwähnt, im Wesentlichen dasselbe Verhalten des Lymphgefässsystems, d. h. auch hier handelt es sich noch um das Fortbestehen lacunärer Räume und sehr enger Beziehungen der Lymphbahnen zu den Gefässen, vor Allem zu den Arterien. Ja jene interstitielle Lage der Lymphwege erhält sich fort bis zu den Säugern hinauf, denn das Cavum pleuro-peritoneale, sowie das Cavum pericardii fällt ganz unter denselben Gesichtspunkt. Allein dies Auftreten von Lymphbahnen mit selbständiger Wandung wird um so häufiger, zu je höheren Thiergruppen wir uns wenden, so dass jene bei Säugethieren ihre höchste Entwicklung erreichen.

Aehnlich wie bei Cheloniern und Crocodiliern, theilt sich auch bei **Vögeln** der ventral von der Aorta liegende Hauptlymphstamm nach vorne zu in zwei Schenkel; bei Vögeln aber hat er schon eine grössere Selbständigkeit erlangt und wird jetzt **Ductus thoracicus** genannt. Hier wie dort mündet er nach vorne zu in die Vena brachiocephalica dextra und sinistra, nach hinten zu steht er in der Nähe der Schwanzwurzel mit den Venae ischiadicae oder den zuführenden Nierenvenen in Verbindung, und in letzterem Punkte stimmen die Reptilien mit den Amphibien überein (Gegenbaur).

Der ganz selbständige Ductus thoracicus der **Säugethiere** beginnt häufig mit einer sinuösen Erweiterung (Cisterna chyli) und

nimmt die Lymphe der unteren Extremitäten, des Beckens und die Chylusgefässe des Darmes auf. An der ventralen Seite der Wirbelsäule nach vorne laufend, ergiesst er sich in die linke Vena brachio-cephalica. Die Lymphe des Kopfes, des Halses und der vorderen Extremitäten ergiesst sich jederseits in die Vena brachio-cephalica dextra.

Die Lymphgefässe der Vögel und Säugethiere sind ganz ähnlich, wie das venöse Gefässsystem, mit Klappen ausgerüstet, die eine bestimmte Richtung des Lymphstromes garantiren.

Da wo die Lymphgefässe im Begriffe stehen, in Venen einzumünden, zeigen sie sich aufgetrieben und zugleich ist ihre Wand, eingelagerter Muskeln wegen, rhythmischer Contractionen fähig. Derartige Bildungen bezeichnet man als **Lymphherzen** [1]).

Sie finden sich schon bei Fischen und zwar unter der Form des sogenannten Caudalsinus, der am Schwanzende der Wirbelsäule gelegen, von einem Netzwerk quergestreifter Muskeln umwickelt ist. Er anastomosirt mit dem der andern Seite durch einen kurzen Quercanal. Dieser Caudalsinus, der von vorne her Lymphstämme aufnimmt, öffnet sich in die Vena caudalis; an der Einmündungsstelle findet sich eine Klappe, welche den Rücktritt des Venenblutes verhindert (Stannius, Hyrtl, Vogt).

Bei Amphibien existiren nicht allein hintere, sondern auch vordere Lymphherzen. Letztere liegen beim Frosch jederseits hinter dem breiten Querfortsatz des dritten Wirbels in einem vertieften, dreieckigen Raum, der durch Auseinanderweichen der Fasern des lateralen Theils des Mus. intertransversarius zwischen den Fortsätzen des dritten und vierten Wirbels gebildet wird. Das im Ganzen rundliche Organ hängt nach vorne mit der Vena subscapularis zusammen (Ecker) (Fig. 555).

Das hintere Lymphherz liegt auf jeder Seite der Spitze des Steissbeins in einem vom Musc. ileo-coccygeus, glutaeus, va-

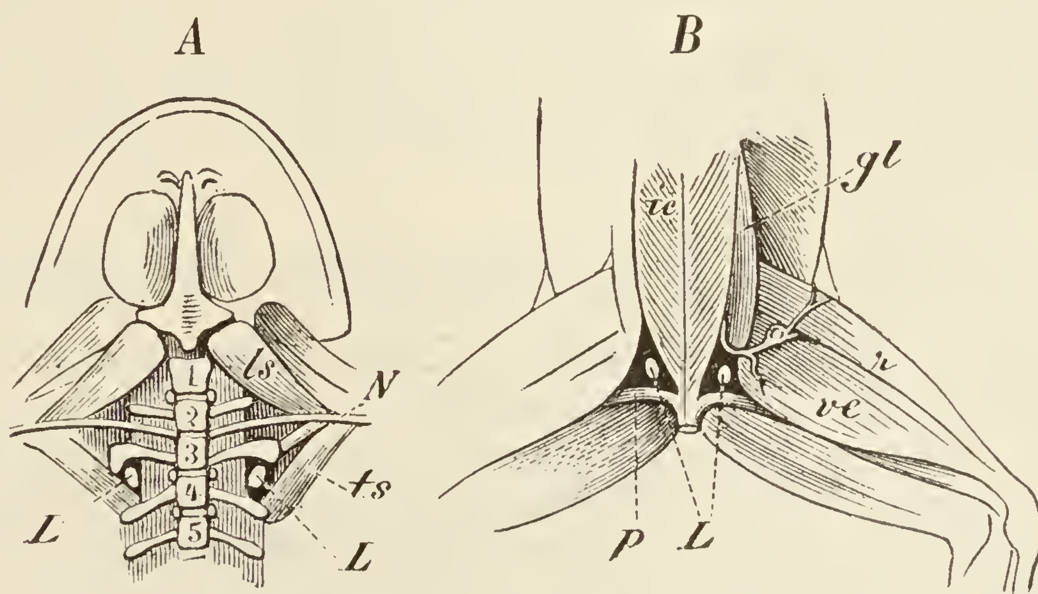


Fig. 555. Das vordere (*A*) und hintere (*B*) Lymphherz von Rana esculenta nach A. Ecker.

L Lymphherz, 1—5 erster bis fünfter Wirbel, *ls* M. levator scapulae, *N* Nervus spinalis II, *ts* M. transverso-scapularis major, *ic* M. ileo—coccygeus, *gl* M. glutaeus, *p* M. pyriformis, *r* M. rectus, *vc* M. vastus externus.

1) Eine sehr ausführliche, die gesammte Litteratur enthaltende Darstellung des physiologischen Verhaltens der Lymphherzen findet sich in den Schriften Ranvier's und Schiff's (S. das Litteratur-Verzeichniss).

stus externus und pyriformis begrenzten Raume. Es hängt mit einem Venenästchen zusammen, welches in die Vena iliaca communis oder transversa mündet. Seine regelmässigen Contractionen sind schon durch die Haut hindurch zu bemerken, doch erscheinen sie viel deutlicher nach Entfernung derselben.

Bei Salamandra maculosa und Siredon pisciformis sitzen zahlreiche Lymphherzen längs des Sulcus lateralis unter der Haut und zwar entfallen bei dem erstgenannten Thier auf den Schwanz (beide Seiten zusammengerechnet) 10—12, auf den Rumpf mindestens ebensoviel. Bei Siredon pisciformis finden sich jederseits 8 rhythmisch pulsirende Lymphherzen, die wie bei Salamandra maculosa aus ovalen, von quergestreifter Muskulatur umwickelten Bläschen bestehen (W. Weliky). Sie werden erst in ihrem Pulsiren gesehen, wenn man die Grosshirnhemisphären abträgt und so den Einfluss derselben auf die in den Sehhügeln und der Medulla oblongata befindlichen hemmenden Centren der Lymphherzen beseitigt[1]).

Bei Reptilien sind nur hintere Lymphherzen nachgewiesen. Sie liegen auf Wirbelquerfortsätzen oder auf Rippen an der Grenze der Rumpf- und Schwanzgegend und sind bei sämmtlichen vier Hauptgruppen der Reptilien vertreten[2]).

Unter den Vögeln sind Lymphherzen nachgewiesen bei Ratiten, Schwimmvögeln (Gans und Schwan) und Sumpfvögeln (Storch). Von A. Budge sind sie auch bei Hühnerembryonen aufgefunden worden und sollen hier von grosser Wichtigkeit sein für die Lymphcirculation in der Allantois.

Letztere ergiesst nämlich ihre Lymphe nicht nur (vermittelst der Ductus thoracici) in die Vena jugularis, sondern auch durch die Lymphherzen in die Beckenvenen. Die Lymphherzen, welche am Rücken, in dem Winkel zwischen Becken und Steissbein, liegen, werden von einer queren Muskulatur dicht umflochten und stehen mit den die Arteria umbilicalis umspinnenden Lymphgefässen durch 2—3 Aeste in Communication. Das Innere des von Endothelien ausgekleideten ovalen Lymphsäckchens wird von Septen durchzogen, welche von der Muskulatur einspringen. Die Pulsationen erfolgen, wie bei allen Lymphherzen, unabhängig von den Gefässpulsationen und sind bei Hühnerembryonen vom achten Tage an deutlich zu erkennen.

Später verlieren sie ihre Bedeutung und sind bei erwachsenen Hühnern nicht mehr nachzuweisen.

Bei den Säugethieren endlich scheinen Lymphherzen in keinem Entwicklungsstadium mehr vorzukommen.

Wie das Blut, so besteht auch die Lymphe aus zwei Theilen, nämlich aus der Flüssigkeit **(Plasma)** und aus gewissen Formelementen, die man als Blut- beziehungsweise **Lymphkörperchen** (Leukocyten) bezeichnet. Die Bildungsstätten derselben liegen bei den Anamnia und den Reptilien theils im Verlauf der lymphoiden

---

1) Die die Lymphherzen der Urodelen umspinnenden Muskelfasern zeigen Uebergangsstufen zwischen glatten und quergestreiften. Die Nervenendigungen stimmen mit denjenigen in den Skeletmuskeln der betreffenden Thiere überein. Ganglien in den Wandungen sind bis jetzt nicht nachgewiesen.

2) Bei Schildkröten von 155 Pfund fand Fritsch die Lymphherzen sehr gross. Sie maassen in der Länge gegen 4 Centim., in der Breite 1,5—2 Centim. Ihre 1—2 Millim. dicke Wandung besteht aus quergestreiften Muskeln.

Gefässscheiden, wo sie Auftreibungen zu Stande bringen können, theils in der Submucosa des Darmes.

Am letztgenannten Orte spielen sie eine ausserordentlich grosse Rolle und erstrecken sich vom Kopfdarm bis zum Enddarm. Bald liegen sie in vereinzelten, kugeligen, aus einer adenoiden Gerüstsubstanz sich aufbauenden **Follikeln,** bald vereinigen sich diese zu grösseren oder kleineren Haufen, welche man in der menschlichen Anatomie als **Peyer'sche Plaques** bezeichnet.

Ihre grosse, über den ganzen Körper (vergl. das Capitel über die Haut pag. 17 und 18) sich erstreckende Verbreitung spricht für ihre hohe physiologische Bedeutung. Welcher Art übrigens letztere ist, lässt sich noch keineswegs überall mit genügender Sicherheit erkennen. Dies gilt z. B. vor Allem für das überall zu constatirende Bestreben derselben, durch die epitheliale Auskleidung aller Schleimhäute des Körpers hindurchzuwandern. Ich habe hierauf schon im Capitel über den Tractus intestinalis aufmerksam gemacht, allein derselbe Vorgang ist auch bei der Harnblase, der Conjunctiva palpebrarum, der Riech-, Pharyngeal-, Mund- und Bronchialschleimhaut zu beobachten (Ph. Stöhr), ja er findet auch, wie ich später ausführen werde, in der Schleimhaut des Urogenitalapparates statt.

Eine besonders lebhafte Durchwanderung findet nach den Berichten Ph. Stöhr's an den sogenannten **Tonsillen** statt.

Diese kommen, wie es scheint, nur den Säugern zu und bestehen aus einem paarigen, jederseits am Isthmus faucium, d. h. am Uebergang der Mund- in die eigentliche Rachenhöhle liegenden Organ, an dem man eine bindegewebige (adenoide) Grundsubstanz mit Infiltrationen von Lymphkörperchen, welche sich zu sogenannten Follikeln ordnen, unterscheiden kann.

Eine sehr ausgedehnte Rolle spielt das lymphoide Gewebe in der Leibeshöhle der Fische und Amphibien. Es findet sich hier, ganz abgesehen vom Darmcanal, in starker Anhäufung in der Umgebung der Urogenitaldrüsen, welch' letztere oft ganz darin eingepackt liegen (Dipnoër[1]). Dahin gehören auch der sogen. „Fettkörper" der Amphibien und Reptilien, sowie die lymphoiden Gewebsmassen am Störherzen und am Vorderende der Kopfniere vieler Fische. Endlich ist vielleicht auch die sogen. „Winterschlafdrüse" gewisser Nager hierherzurechnen.

Eine innigere Vereinigung solcher Lymphfollikel, welche in die Lymphbahnen eingeschaltet und mit einem Vas afferens und efferens versehen sind, werden als **Lymphdrüsen** bezeichnet. Sie treten erst bei Vögeln[2]) und noch weit mehr bei Säugethieren

---

1) Was die Dipnoër betrifft, so sind hier nicht nur die Nieren, sondern auch die zwischen diesen liegenden Gefässe von einem adenoiden, von Lymphkörperchen überreich infiltrirten Gewebe überzogen. Dazu kommt noch eine besonders starke Anhäufung desselben im Bereich des Vorderdarmes, so dass die dorsale Wand desselben weit in's Magenlumen vorgetrieben wird. Auch die ganze Achse der Spiralklappe wird von demselben durchsetzt und zugleich findet an dieser Stelle eine Ablagerung von tiefschwarzem Pigment statt. Die ganze Gewebsmasse erscheint als eine massenhafte Anhäufung von Follikeln, die von weiten Lymphbahnen und feinen Blutgefässen durchzogen wird (Ayers).

Kein anderes Wirbelthier besitzt eine so starke submucöse (adenoide) Schicht, wie die Dipnoër.

2) Nach neueren Untersuchungen scheinen auch schon bei Knorpelfischen (Rochen, Squatina, Squaliden, Stör) lymphdrüsenartige Gebilde vorzukommen. Sie beschränken sich hier aber auf die Eingeweide.

in allgemeiner Verbreitung auf und zwar liegen sie hier sowohl in den grossen Körperhöhlen (Glandulae bronchiales und mesentericae) als an den allerverschiedensten Stellen des übrigen Körpers. Zu ihnen ist auch die **Milz** zu rechnen, denn auch sie stellt einen lymphzellenerzeugenden Apparat dar und hat demgemäss in ihrem Bau viel Uebereinstimmendes mit den Lymphdrüsen.

Was sie von ihnen unterscheidet, ist die sogenannte Pulpa, bei deren Zusammensetzung gewisse zellige Elemente, vor Allem aber das Blut eine grosse Rolle spielt.

Wie zwischen den Follicularsträngen der Lymphdrüsen Lymphräume gelegen sind, so liegen hier zwischen den Pulpasträngen — denn zu solchen ordnet sich die Pulpa — netzförmig verbundene venöse Blutgefässe oder, besser gesagt, cavernöse Gefässräume (cavernöse Milzvenen). Die Milzarterien, deren Adventitia sich an den kleineren Zweigen in ein lymphadenoides (folliculäres) Gewebe umwandelt, ergiessen, nach vorherigem capillären Zerfall, ihr Blut frei in das Pulpagewebe, von wo aus es in die einer selbständigen Wand ermangelnden Venenanfänge überströmt.

Bezüglich der feineren histologischen Details verweise ich auf die Arbeiten W. Müller's.

Ausser dem Amphioxus besitzen alle Wirbelthiere eine Milz, die nach Lage, Form und Grösse ausserordentlich zahlreichen Schwankungen unterworfen ist. Am häufigsten liegt sie in der Nähe des Magens und zwar an der linken Seite desselben. Dies gilt z. B. für alle Urodelen und Gymnophionen, Lacertilier und Säuger. Bei andern, wie z. B. bei Anuren und Cheloniern, liegt sie am Beginn des Enddarmes. Bei den verschiedensten Thieren kann sie sich in kleinere Lappen und Läppchen abschnüren, in welchem Falle man dann von Nebenmilzen spricht.

Vergleichende Zusammenfassung der im vorigen Capitel über das Gefässsystem gewonnenen Resultate.

Die Organe des Kreislaufs entstehen sämmtlich aus mesodermalem Gewebe und zerfallen in vier grosse Abtheilungen: 1) in die aus Arterien, Venen und Capillaren bestehenden Blutgefässe, 2) in das als centraler Motor fungirende Herz, 3) in das Lymphsystem und 4) in die Blut- resp. Lymphflüssigkeit. Die in den beiden letzteren vorkommenden Formelemente bezeichnet man als Blut- und Lymphkörperchen. Das Lymphgefässsystem, in dem man bei allen unter den Säugern stehenden Vertebraten unter Muskeleinfluss stehende, rhythmisch sich bewegende Centren (Lymphherzen) unterscheiden kann, erscheint als ein zwischen das arterielle und venöse System eingeschobenes, intermediäres System. Es wurzelt theils im Parenchym der Körperperipherie, in den verschiedensten Spalten und Lücken der Organe, theils im Darm (Chylussystem).

Bei den Anamnia, sowie auch bei Reptilien noch wenig selbstständig und im Wesentlichen an den Verlauf der arteriellen Bahnen gebunden, erreicht es bei Vögeln und Säugern eine grössere Selbstständigkeit (Ductus thoracicus) und zugleich treten die sogenannten

Lymphdrüsen auf, zu welchen auch die Milz in verwandten Beziehungen steht. Gleichwohl behält das Lymphsystem auch bei höheren Typen seinen interstitiellen Character zum grossen Theil noch bei (Cavum pleuro-peritoneale, pericardiale).

Mit Ausnahme des Amphioxus, der in manchem noch an den Anneliden-Typus erinnert, besitzen alle Vertebraten ein Herz, welches vom Darmfaserblatt, an der ventralen Schlundseite seinen Ursprung nimmt. Es entsteht bei sämmtlichen Vertebraten weit vorne in der Nähe des Kopfes, bleibt aber nur bei Fischen, Dipnoërn und vielen Amphibien zeitlebens hier liegen. Bei den Amnioten kommt es mehr oder weniger weit in die Brusthöhle hinab zu liegen. Seine Wände componiren sich, wie diejenigen der Arterien und Venen, aus drei Schichten, einer inneren, endothelialen, einer mittleren, musculösen und einer äusseren pericardialen. Letztere entspricht der Adventitia der Gefässe.

Während man bei Fischen am Herzen nur zwei Abtheilungen, einen Ventrikel und ein Atrium, unterscheidet, tritt, in Anpassung an die allmälig sich herausbildende Lungenathmung, von den Amphibien an eine immer weiter fortschreitende Abkammerung des Herzens ein. Sie ist darauf zurückzuführen, dass das venöse Blut zunächst in die Lunge geworfen, dort oxydirt werden und dann wieder in's Herz zurückbefördert werden muss, um endlich von hier aus in die Körpergefässe (Vasa publica) einzuströmen. Im Gegensatz dazu führt das Fischherz nur venöses Blut zu den Kiemen, von wo es nach seiner Durchathmung direkt in den Körperkreislauf geworfen wird, ohne zum Herzen zurückzukehren.

Jene Abkammerung tritt zuerst nur in ganz schwachen, einen Zerfall des anfangs unpaaren Atriums in zwei Räume anbahnenden Spuren auf; erst später, d. h. von den Reptilien an, kommt es auch zu einer doppelten Ventrikelanlage, doch erscheint diese erst von den Crocodiliern ganz durchgeführt. So unterscheidet man also bei Vögeln und Säugern vier Herzabschnitte, 1) ein, das venöse Körperblut aufnehmendes Atrium dextrum, 2) den den venösen Strom in die Lunge befördernden Ventriculus dexter, 3) das Atrium sinistrum, welches das von der Lunge zurückströmende arterielle Blut aufnimmt, und endlich 4) den Ventriculus sinister, welcher den arteriellen Strom in die grösste Schlagader des Körpers, die subvertebral liegende Aorta und von hier aus in die peripheren Bahnen wirft.

Um die Rückstauung des Blutes zu verhindern, sind sogenannte Klappen angebracht, die bei Anamnia in viel grösserer Zahl und in mehreren Reihen über- und nebeneinander vorkommen, während bei Amnioten nur eine einzige Klappenreihe persistirt. Auch in den Venen und den Lymphgefässen finden sich solche Klappen und fallen hier unter denselben physiologischen Gesichtspunkt.

Die bei Fischen und manchen Amphibien zeitlebens functionirenden Kiemenarterien erscheinen, ihrer hohen Bedeutung entsprechend, so sehr im Wirbelthierorganismus befestigt, dass sie bis zum Menschen hinauf in embryonaler Zeit noch auftreten. Ursprünglich in der Sechszahl vorhanden, werden sie bei höheren Typen immer mehr reducirt. Stets aber entspringen sie aus dem Truncus-, resp. Bulbus arteriosus des Herzens, umgreifen von der Ventral- nach der Dorsalseite bogenförmig den Vorderdarm und confluiren zwischen letzterem und der Wirbelsäule zu den Aortenwurzeln.

Wie diese Kiemenarterien bei allen Vertebraten ontogenetisch sich repetiren, so gilt dies auch für den venösen Kreislauf, für den ich am Schluss des speciellen Theiles schon eine Zusammenfassung gegeben habe.

J. Organe des Harn- und Geschlechtssystems.

Die Urogenitalorgane gehören zu den am besten bearbeiteten Capiteln der Morphologie und es hat sich im Laufe der Jahre eine sehr bedeutende Litteratur darüber angehäuft. Schon aus diesem Grunde, ganz besonders aber deshalb, weil zu ihrem Verständniss ein tieferes Eingehen auf die Entwicklungsgeschichte geradezu unerlässlich ist, muss hier in der Darstellung weiter ausgeholt werden.

Beide Apparate, die des Harn- wie die des Geschlechtssystems entstehen bei sämmtlichen Wirbelthieren im Bereich der dorsalen Körperwand von einem und demselben Mutterboden aus, nämlich vom **Mesoderm**[1]). Allein nicht nur durch diesen ihren gemeinsamen Ursprung existiren zwischen ihnen sehr enge Beziehungen, sondern sie stehen auch im weiteren Gange der Entwicklung in so nahem Connex zu einander, dass sie auch bei der Darstellung in einen einheitlichen Rahmen gebracht und in entwicklungsgeschichtlicher Beziehung gemeinsam abgehandelt werden müssen.

a) Anamnia.

Vorniere und Urniere.

Bei den meisten Anamnia beobachtet man als erste Anlage des Urogenitalsystems einen rechts und links von der Wirbelsäule, in der Längsachse des Körpers verlaufenden Strang, der sich — und darin haben wir das ursprünglichere Verhalten zu erblicken — entweder von der Leibeshöhle, d. h. vom parietalen Peritonealblatt rinnenartig abschnürt, oder der sich in loco durch Zellenwucherungen an der Uebergangsstelle der Somiten in die Seitenplatten differenzirt. Im ersteren Falle, der für die Teleostier, Lepidosteus und die Amphibien gilt, würde er ab origine ein Lumen besitzen, also einen Canal darstellen, im zweiten würde seine Höhlung erst secundär erfolgen (Cyclostomen, Selachier, Sturionen[2]).

Dieser Canal nun, den man als **Vornieren-** oder **Kopfnierengang** bezeichnet, steht an seinem Vorderende sowohl als auch an mehr oder weniger zahlreichen Stellen seines weiteren Verlaufes mit dem Coelom in offener Verbindung. Dies geschieht mittelst trichterartiger, von Wimpelepithel ausgekleideter Oeffnungen, die in metamerer Weise angeordnet sind und die in kurze, mit

---

1) Ueber eine hiervon abweichende Auffassung, welche Hensen, Flemming und Graf Spee vertreten, vergl. das Capitel über die Urniere der Amnioten.

2) Dass in dieser verschiedenen Anlage kein principieller Unterschied erblickt werden darf, liegt auf der Hand. Man vergleiche die Bildung der verschiedensten Drüsen, des Coeloms, des centralen Nervensystems der Cyclostomen und Teleostier einer-, sowie der übrigen Wirbelthiere andrerseits.

dem Vornierengang in Communication stehende Canälchen hineinführen. Letztere besitzen eine zur Achse des Vornierenganges quere oder auch mehr schiefe Richtung und werden als **Vorniere (Pronephros,** Balfour) bezeichnet.

Jene Peritonealtrichter der Vornieren sind nun, je nachdem es sich um den ersten oder zweiten Bildungsmodus des Vornierenganges handelt, entweder als die Stellen aufzufassen, wo die Abschnürung des letzteren nur unvollkommen stattfand, oder sind sie als secundäre Ausstülpungen des Vornierenganges gegen die Peritonealhöhle zu entstanden. Im ersteren Falle handelt es sich also um primäre Einstülpungsöffnungen, im Uebrigen aber ist das Endresultat ein und dasselbe, denn hier wie dort bilden der Gang und die seitlich ansitzenden Drüsenröhrchen ab origine ein Continuum und stehen dadurch, wie wir gleich sehen werden, in scharfem Gegensatz zu der „Urniere". (Vergl. Fig. 559, *VN*, *VNG*).

Das Hinterende des Vornierenganges bricht schliesslich gegen die Cloake, resp. gegen den Urogenitalsinus durch und so ist eine Communication zwischen der Körperhöhle und der Aussenwelt hergestellt. Fügen wir noch hinzu, dass sich in jedes der metameren Vornierencanälchen ein Gefässknäuel, ein sogenannter **Glomerulus** oder ein **Malpighi'sches Körperchen** hinein entwickelt, so ist damit das primitivste Excretionsorgan der Wirbelthiere gegeben (Fig. 556, *c*).

Dasselbe erinnert durch seine ausserordentlich einfache und phyletisch sicherlich sehr alte Anlage an die Verhältnisse der Plattwürmer, und ohne Zweifel dürfen wir darin die letzten Spuren des Excretionssystems der ungegliederten Vorfahren der Vertebraten erblicken (Kollmann).

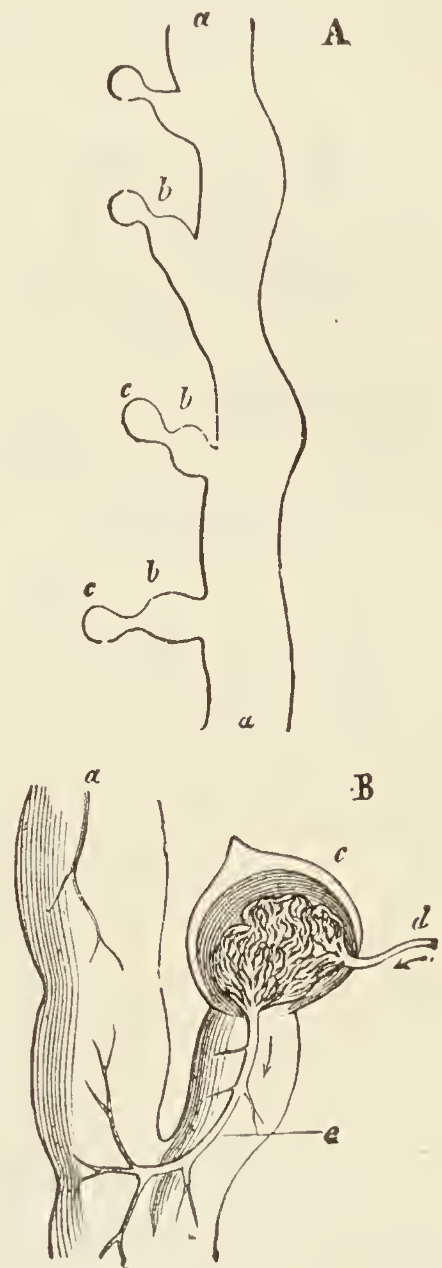


Fig. 556. Theile des Mesonephros von Myxine. (Aus Gegenbaur, nach Müller).
a Segmentalgang; *b* Segmentalrohr; *c* Glomerulus; *d* eintretende, *e* austretende Arterie.
B ein Theil von *A*, stärker vergrössert.

Während die Vorniere selber [1]), sowohl phylogenetisch als ontogenetisch, nur kurze Zeit als alleiniges Excretionssystem (gewisse Fische (Dipnoër?), Amphibien, niedere Amnioten) existirt, besitzt der Vornierengang keineswegs nur diese transitorische Bedeutung, sondern persistirt und geht hochwichtige Umbildungen ein. Diese sind enge geknüpft an das Auftreten eines zweiten, ungleich mächtigeren Nierensystems, das man als **Urniere (Mesonephros,** Balfour) bezeichnet und das die allmälig schwindende Vorniere zu ersetzen berufen ist.

1) Ueber ihre Beziehungen zur Nebenniere siehe diese.

Die Urniere (Fig. 557, **A**, **B**) entwickelt sich in Gestalt von separaten, meist metamer (Fig. 557, **B**) angeordneten Anlagen, die ganz unabhängig vom Vornierengang als solide, secundär sich höhlende Sprossen vom Coelomepithel aus in die parietale (dorsale) Rumpfwand einwachsen (Fig. 557, **A**). Hier verbinden sie sich erst secundär

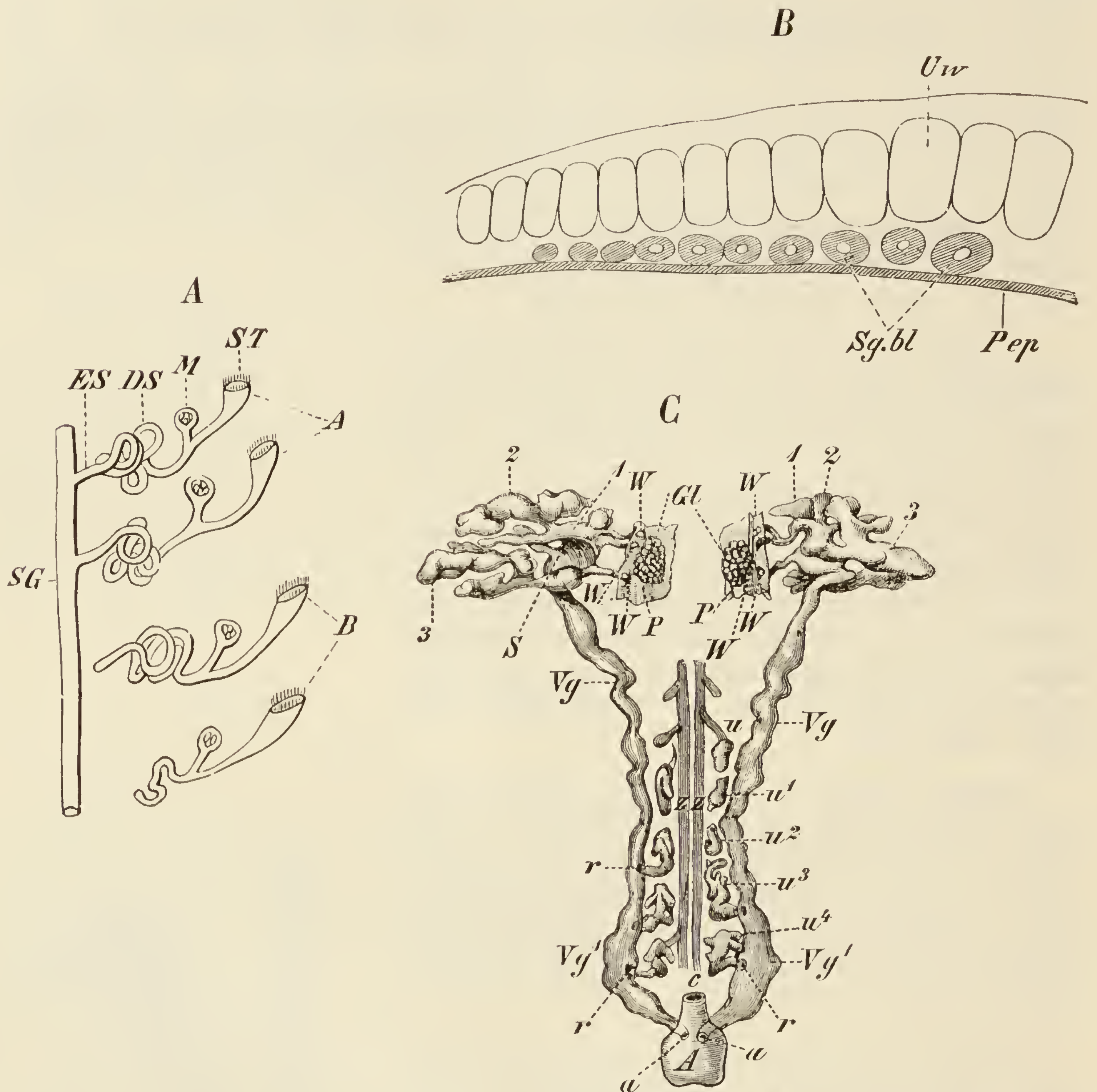


Fig. 557 *A*. Schematische Darstellung der erst secundär erfolgenden Verbindung der Urnierencanälchen mit dem Sammelgang *SG*. Die vorderen zwei bei *A* haben den letzteren schon erreicht, die beiden hinteren (*B*) noch nicht. *ST* Segmentaltrichter, *M* Malpighi'sches Körperchen, *DS* Drüsenschlinge, *ES* Endstück derselben.

B. Sagittalschnitt durch einen Embryo von Lacerta agilis, nach M. Braun.

Pep Peritoneal-Epithel, *Sg.bl.* Segmentalbläschen, *Uw* Urwirbel.

C. Das gesammte Excretionssystem eines 3 Millim. langen Embryo's von Hylodes Martinicensis. Nach E. Selenka.

A Allantois, *C* stielförmige Communication derselben mit dem Darm, *Gl* Glomerulus der Vorniere, *P* Peritonealepithel, *S* S-förmige vordere Krümmung des Vornierenganges, *Vg* Vornierengang, *W* Wimperfeld des Peritonealepithels, *Z* Urogenitalstränge (Bildungsherde der Urnierenbläschen), 1 2 3 die drei Blindsäcke der rechten und linken Vorniere mit ihren Verzweigungen, *a a* Einmündungen der Vornierengänge in die Allantois, *u* Anlage der vorderen Urnierenbläschen in Form solider Stränge, u^1—u^4 Urnierenbläschen, *r r* Einmündung der Urnierenbläschen in den Vornierengang, welcher dadurch zum primären Urnierengang wird (Vg^1 Vg^1).

mit dem Vornierengang, der dadurch zum primitiven Sammelgang für die Urniere, d. h. zum primitiven Urnierengang wird (Fig. 557, A, *SG*, 558, B, C, *WG*)

Durch diese in der Anlage sich aussprechende Doppelnatur des Urnierensystems steht dasselbe in schroffem Gegensatz zu allen übrigen Drüsen des Körpers, insofern nirgends die separate Anlage irgend einer Drüse einer- sowie ihres Ausführungsganges andrerseits constatirt werden kann.

Jene Doppelanlage des Urnierensystems deutet, um mich der Worte Kollmann's zu bedienen, darauf hin, dass es auf Bahnen der Stammesentwicklung erworben wurde, welche entweder früher einmal getrennt waren, oder das es von Organismen mit in den Bauplan der Wirbelthiere herübergelangte, welche, wie z. B. die Gephyreen, ungegliederte (longitudinale) und gegliederte (transversale, segmentale) Excretionsorgane besassen [1]).

An jedem Segmentalröhrchen (Fig. 558 A) lassen sich vier Abschnitte unterscheiden: 1) eine trichterartige, von Wimperepithel ausgekleidete, das ganze Leben hindurch persistirende, Communicationsöffnung mit der Leibeshöhle, der sogenannte **Peritoneal- oder Segmentaltrichter (Nephrostom),** 2) ein arterieller, in der Bowmannschen Kapsel liegender **Gefässknäuel (Malpighi'sches Körperchen)** (Fig. 558 C, *Gl*), 3) ein **gewundener Drüsenschlauch** und 4) ein den letzteren mit dem Sammelgang in Verbindung setzendes **Endstück** (Fig. 558 A, *St, M, DS, ES,* Fig. 558, B, C).

Die Urniere der Cyclostomen, Ganoiden, Teleostier und unter den Selachiern diejenige von Laemargus bleibt lediglich als Harnsystem bestehen, bei den meisten Selachiern aber, sowie bei Amphibien und bei sämmtlichen Amnioten geht sie gewisse Beziehungen zum Geschlechtsapparat ein, und persistirt im Uebrigen entweder als bleibendes Harnorgan (Selachier, Amphibien)[2]), oder erfährt sie bedeutende Reductionen (Amnioten).

In dem ersten Fall, wo es sich also, wie eben bemerkt, um eine Fortdauer der ganzen Urniere als Harnsystem handelt, bleibt auch der ganze Urnierengang als solcher unverändert erhalten. In den andern Fällen aber vollzieht sich an ihm eine Sonderung in neue Gänge und die ursprünglich nur in die Leibeshöhle entleerten und durch die Pori abdominales austretenden Geschlechtsproducte erhalten jetzt besondere Ausfuhrcanäle (vergl. Fig. 559 A—H).

Da mit der Bildung dieser Geschlechtsgänge gewissermaassen die zweite Etappe in der Entwicklung des Urogenitalapparates erreicht

1) Es ist, wie Balfour mit Recht betont, schwer zu begreifen, wie blind endigende und einer äussern Oeffnung entbehrende Peritonealtrichter irgend eine excretorische Function haben sollen und man sieht sich zu der Annahme genöthigt, dass jeder zu den Segmentalröhren auswachsende Peritonealtrichter ursprünglich mit einer nach aussen mündenden Oeffnung versehen, oder dass er mit dem Sammelgang verbunden war. Am wahrscheinlichsten ist, dass die Urniere erst nach Verlängerung und späterer Segmentirung des Rumpfes entstand und dass sie so gewissermaassen ein seriales Homologon des primitiven Pronephros war.

2) Vergl. das Capitel über die Urniere der Amnioten, wo von dem physiologischen Verhalten des Organs der Reptilien die Rede ist.

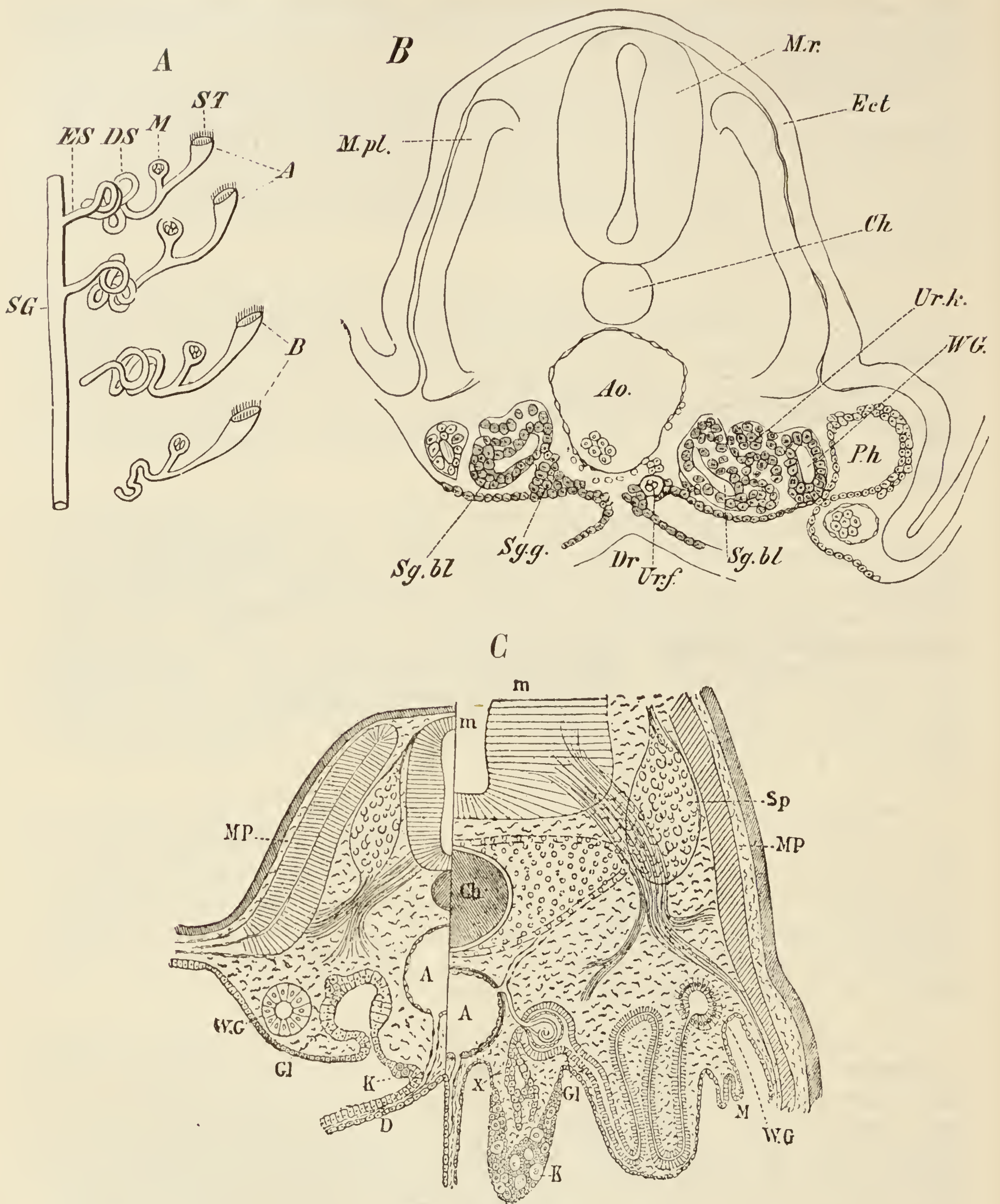


Fig. 558. *A* Schematische Darstellung der erst secundär erfolgenden Verbindung der Urnierencanälchen mit dem Sammelgang *SG*. Die vorderen zwei bei *A* haben den letzteren schon erreicht, die beiden hinteren (*B*) noch nicht. *St* Segmentaltrichter, *D* Malpighi'sches Körperchen, *DS* Drüsenschlinge, *ES* Endstück derselben.

B Querschnitt durch einen 8—10 Mm. langen Embryo von Anguis fragilis. Nach M. Braun. Die Segmentalblase *Sg.bl* einerseits noch in Verbindung mit dem Peritonealepithel bei *Sg.g*, andrerseits davon abgeschnürt; jedoch schon in Verbindung mit dem Wolff'schen Gang (*W.G.*), *Ur.k.* Urnierencanälchen, *Ph* Peritonealhöhle, *Ur.f.* Ureierfalte, *Dr* Darmrinne, *Ao* Aorta, *Ch* Chorda dorsalis, *Mr* Medullar-Rohr, *M.pl.* Muskelplatte, *Ect* Ektoderm.

C Schematischer Durchschnitt durch ältere Embryonen für die Verhältnisse der Segmentalorgane bei niederen Wirbelthieren. Nach Hensen Links jüngeres, rechts älteres Stadium. *m* Rückenmark, *Sp* Spinalganglion, *MP* Muskelplatte, *D* Darmwand, *Ch* Chorda, *WG* Urnierengang, *A* Aorta, *K* Keimepithel,

links über *K* Mündung eines Segmentalorgans, *Gl* Malpighi'sches Körperchen, links zu einem Canal der Urniere auswachsend, rechts bereits mit dem Urnierengang in Verbindung, *M* Tuba Fallopiae (Müller'scher Gang) in Bildung begriffen, *X* Zellenbalken, welche vom Malpighi'schen Körper aus in die Keimdrüse hineinwachsen.

wird, so sollen sie erst später in einem besonderen Capitel zur Besprechung kommen. Es erscheint dies um so mehr geboten, da sich die Darstellung dieser schwierigen Verhältnisse zu einer viel durchsichtigeren und einheitlicheren gestalten wird, nachdem wir uns zuvor auch noch einen Ueberblick über die allererste Anlage des Urogenital-Apparates der Amnioten verschafft haben werden. Ich erachte es dabei, in Anbetracht der Wichtigkeit des vortrefflich durchgearbeiteten Stoffes, für angezeigt, etwas mehr ins Detail zu gehen und werde im Wesentlichen die Resultate der schönen Studien von Mihalcovics zu Grunde legen.

b) Amnioten.

Vorniere und Urniere.

Es war längere Zeit zweifelhaft, ob sich bei den Amnioten auch eine Vorniere anlege, oder ob die Bildung der Harn- und Geschlechtsorgane, im Sinne einer abgekürzten Entwicklung, gleich bei der Urniere einsetze.

Nach den Arbeiten Siemerling's, Renson's und Mihalcovics' ist nun die erstere Annahme vollauf berechtigt. Es handelt sich nämlich bei Lacertiliern und auch bei höheren Amnioten um eine Anzahl von Bläschen, welche an der medialen Seite des proximalen Endes vom Urnieren- resp. Vornierengange und gänzlich unabhängig von letzterem als dorsalwärts gerichtete Ausstülpungen des Coelomepithels entstehen und deren Höhle andrerseits, zur Zeit ihrer ersten Entwicklung, auch mit derjenigen der entsprechenden Körpersegmente in offener Communication steht [1]). Die Zahl jener Bläschen entspricht anfangs nicht ganz den Körpersegmenten, so dass man, im Gegensatz zu den Anamnia, in der Regel nicht von einer rein metameren Anlage reden darf (Fig. 559, **E**, **F**, *VN*). Später kommt es zwischen ihnen und dem Vornieren- (Urnieren-) Gang zur Verbindung [2]), und indem andrerseits die Communication mit dem Coelom erhalten bleibt, handelt es sich, ganz ähnlich wie bei den Anamnia, um eine Serie von Nephrostomen [3]). Die Aehnlichkeit zwischen beiden tritt auch darin zu Tage, dass sich im Bereich jener Bläschen ein freier Glomerulus entwickelt.

Das ganze System der **Vornierenbläschen** geht nach kurzem Bestand schon in embryonaler Zeit wieder zu Grunde und mit der Rückbildung giebt auch der Vornieren- (Urnieren-) Gang seine mit der Bauchhöhle kaum erst gewonnene Verbin-

---

1) Bei höheren Amnioten ist diese Communication weniger deutlich.

2) Dabei ist übrigens daran zu erinnern, dass es sich (vergl. oben) nach Balfour's Definition der Vorniere um ein primäres Aussprossen derselben vom Vornierengang und erst um eine secundäre Verbindung mit dem Coelom handelt. Diese Differenz erheischt dringend die Vornahme weiterer Studien über die betreffenden Verhältnisse der Anamnia.

3) Ein Flimmerzellen-Besatz kommt den Nierentrichtern der Amnioten in keiner Periode der Entwicklung zu.

dung wieder auf, so dass er jetzt nach wie vor am proximalen Ende zugespitzt blind endigt.

Einstweilen ist distal — d. h. beckenwärts — von der Vorniere, und zwar ebenfalls an der medialen Seite des Urnierenganges und ganz unabhängig von diesem, eine zweite Serie von Bläschen aufgetreten, die aber von Anfang an eine ungleich mächtigere Entfaltung und einen ganz andern Entwicklungsmodus zeigen. Dies ist das System der **Urniere**, welche gänzlich unabhängig vom Coelom (Fig. 559, **E**, **F**, *UN*) im Gewebe der soliden Mittelplatten, im sogenannten Urnierenblastem, entsteht. Genauer präcisirt handelt es sich um jene Stelle, wo die Somato- und Splanchnopleura mit einander verlöthet sind [1]).

Diese Art der Darstellung der Entwicklung des Urnierensystems weicht von derjenigen Hensen's, Flemming's und Graf Spee's bedeutend ab. Letztere treten energisch dafür ein, dass es sich bei Meerschweinchen-Embryonen lateralwärts von den Urwirbeln um eine Betheiligung des Ektodermes, und zwar in Form eines in proximo-distaler Richtung auftretenden, soliden Stranges (Urogenitalleiste) handle. Dieser am Grund einer flachen Furche entstehend soll dann später, unter allmäliger Lösung vom Ektoderm, mit dem Mesoderm in Verbindung treten. Wenn sich diese Befunde bestätigen und auch an andern Amnioten noch feststellen lassen sollten, so wäre die epitheliale Auskleidung des Excretions-Apparates auf eines der epithelialen primären Keimblätter zurückführbar, und es würde das Mesoderm der seinem übrigen Character sonst gänzlich fremden Eigenschaft, Epithelien zu liefern, bis zu einem gewissen Grade wenigstens, entkleidet werden können.

Was nun den schon oft genannten Vornieren- resp. Urnierengang anbelangt, so entsteht er [2]) zu gleicher Zeit mit der Vorniere und zwar, gänzlich unabhängig, d. h. nicht etwa als Falte vom Coelomepithel aus, sondern als ursprünglich solider Zellstrang von der Mittelplatte aus [3]).

Der Urnierengang steht beim Hühnchen mit den Mittelplatten nur im Niveau des vierten und fünften Segmentes in Zusammenhang, weiter distalwärts kann sein Fortwachsen nur durch Zellvermehrung aus sich selbst heraus erklärt werden. Sein Vorderende liegt zuerst im Niveau des vierten Segmentes, also in der Mitte des Halses, dann zieht er sich, indem sein Halstheil verödet, immer weiter nach hinten, d. h. brustwärts zurück. (Mihalcovics).

Die Aushöhlung des Urnierenganges erfolgt erst nachträglich und zwar in der Richtung von vorne nach hinten; dabei wird die innerste Zelllage zu einem echten Epithel. Zugleich rückt er, nach dem er anfangs dicht unter dem Ektoderm lagerte, immer weiter ventralwärts vor und kommt hinter die Stelle des später zu schildernden Keimwalles zu liegen. Schliesslich erreicht er die Cloake und bricht durch.

---

1) Ventralwärts von dieser Stelle entsteht auf der freien Fläche des Coeloms bald darauf ein niederes Cylinder-Epithel, die erste Anlage der Geschlechtsdrüsen (Fig. 558, *C*, *K*).

2) So wenigstens bei Reptilien.

3) Dies geschieht beim Hühnchen in der Mitte des zweiten Bebrütungstages. Die solide Anlage erinnert somit an die Selachier, Cyclostomen und Sturionen (vergl. oben).

Einstweilen haben sich die Urnierenbläschen in der Richtung von vorne nach hinten bedeutend vermehrt, und zwar handelt es sich dabei, entgegen der bisherigen Annahme, nicht etwa um Theilung oder Abspaltung der primären, sondern stets um Wiederholung des ursprünglichen Bildungsmodus [1]). (Fig. 559, **E, F,** *UN*).

Wie die Vornieren-Bläschen, so verbinden sich auch diejenigen der Urniere erst secundär mit der ventralen Wand des Urnierenganges. Während dieser Vorgänge wird das vorher runde Bläschen abgeplattet, und gleicht nun einem Löffel mit doppelter Wandung, in dessen Höhlung ein verhältnissmässig ungeheuer grosser Glomerulus entsteht. Später wächst es in die Länge, windet sich und erreicht, wie oben schon erwähnt, den Urnierengang [2]).

Beim Hühnchen kommen auf je ein Segment im Minimum 24, im Maximum 58, im Mittel 39—40 Urnierencanälchen. In der ausgebildeten Urniere des Hühnchens mag daher die Gesammtzahl der Urnierencanälchen 7—800 betragen.

Schliesslich wird die Urniere ein voluminöser, keulenförmiger Körper, der in seiner Structur sehr an die wirkliche Niere erinnert und der die höchste Stufe seiner Entwicklung beim Hühnchen am 7. bis 8. Tage der Bebrütung, bei Kaninchen von 18—20, bei Schaf- und Rinds-Embryonen von 25—30 Millimeter Länge, beim menschlichen Embryo in der 6.—7. Woche erreicht. An der concaven und zugleich medialen Seite des Organes liegt die später zu schildernde Geschlechtsdrüse, während an dem am meisten vorspringenden Theile desselben der (anfangs lateral gelagerte) Urnierengang und darüber der (ebenfalls erst später zu besprechende) Müller'sche Gang („Tubenleiste“: Mihalcovics) herabzieht.

Das Lumen des Urnierenganges ist bei niederen Amnioten im Allgemeinen weiter als bei höheren, wie namentlich bei Säugern.

Die Function der Urniere erlischt bei Reptilien nicht plötzlich, sondern es giebt eine Periode, wo sie noch zum grössten Theil neben der späteren, definitiven Niere in Function bleibt. So schrumpft sie bei Eidechsen z. B. erst nach dem ersten Winterschlaf, also im 2. Jahr. Somit hat die Urniere nicht nur für den Embryo, sondern auch noch für das junge Thier Bedeutung.

Darin liegen gewissermaassen Uebergänge zu den Anamnia und es müssen einst Amnioten existirt haben, wo die Urniere auch das Hauptnierensystem das ganze Leben hindurch repräsentirte, während die jetzige eigentliche Niere noch höchst unvollkommen war. Später wurde dann jene für die Excretion ungenügend; die neue Niere begann die Hauptrolle zu spielen und jene wurde überflüssig (Mihalcovics).

Aus dem Vorstehenden dürfte schon zur Genüge hervorgegangen sein, dass es bei den Amnioten zur Entwicklung eines dritten Nierensystems **(Metanephros)** kommt; dasselbe ist aber in seinem

---

1) Bei Amphibien übrigens ist eine Theilung und Sprossenbildung durch J. W. Spengel sicher nachgewiesen.

2) Mihalcovics betrachtet die Urniere zur Zeit ihrer ersten Entstehung als ein „blutbildendes Organ“, welches später von der Leber in genannter physiologischer Beziehung abgelöst wird.

Auftreten so enge an die Geschlechtsgänge geknüpft, dass es aus practischen Gründen räthlich erscheint, letztere zuvörderst einer Schilderung zu unterwerfen.

c) Geschlechtsgänge.

1) Anamnia.

Noch während jener Entwicklungsperiode des Vertebratenstammes, in welcher die Pori abdominales (Fig. 559, **A**, **B**, *Pab*) noch als Ausfuhrwege der in die Leibeshöhle entleerten Geschlechtsstoffe functionirten, müssen auch schon die ersten Peritonealtrichter (Nephrostomen) der Vorniere entstanden sein. Damit waren aber einige neue Communicationswege zwischen dem Coelom und der Aussenwelt geschaffen und es war nicht nur dem Secret der Vorniere, sondern auch den Geschlechtsproducten ein neuer Ausweg eröffnet. Dieser bestand in einem die Peritonealtrichter verbindenden Sammelrohr, d. h. in dem uns schon bekannten Vornierengang. Ja letzterer war auch später noch, wie er bereits zum Abfuhrcanal des Urnierensecretes geworden war, mit dieser doppelten Function betraut. Dies beweisen die männlichen Selachier[1]) und Amphibien, wo der Urnierengang heute noch als Geschlechts- und Harngang functionirt. Gleichwohl entspricht er in dieser Form nicht mehr dem ganzen uns bis jetzt bekannten, oder wie er von nun an heissen soll, primären Urnierengang, sondern nur einem Theile desselben. Mit andern Worten: In Folge der doppelten Function des primären Urnierenganges ist es, im Sinne einer Arbeitstheilung, in den genannten Thiergruppen bei beiden Geschlechtern zu einer in der Längsrichtung erfolgenden Abspaltung[2]) desselben in zwei Canäle gekommen (Fig. 559). Der eine ist der vorhin erwähnte **Harnsamenleiter** oder der **secundäre Urnierengang (Leydig'scher Gang)**, der andere wird als **Müller'scher Gang** bezeichnet (Fig. 559, **C**, **D**, *LG*, *MG*). Beim männlichen Geschlecht in der Regel rudimentär bleibend[3]),

1) Weniger genaue Kenntnisse besitzen wir bis jetzt in dieser Hinsicht über den Urogenital-Apparat der übrigen Fische und der Dipnoër.

2) Während es bei den Selachiern durch Auftreten einer das Lumen durchsetzenden und zugleich in proximo-distaler Richtung fortwachsenden Falte zu einer förmlichen Abspaltung kommt, handelt es sich bei Amphibien bei dem Zustandekommen der zwei Canäle um eine solide, und erst secundär in der Richtung von vorne nach hinten sich höhlende Wucherung der Canalwand.

Nach den Untersuchungen Balfour's und Semper's gestalten sich die genaueren Bildungsvorgänge bei den Selachiern folgendermaassen. Die bleibende Oeffnung des Müllerschen Ganges entspricht der ursprünglichen Oeffnung des Kopfnierenganges. Mit andern Worten: der vordere Abschnitt des Kopfnierenganges wird bei Selachiern ganz in das Vorderende des Müller'schen Ganges verwandelt und erst weiter hinten kommt es zu der oben erwähnten Abspaltung.

Die ganze Bildungsweise des Müller'schen Ganges spricht dafür, dass derselbe ursprünglich Beziehungen zum Coelom und nicht nur zur Geschlechtsdrüse besessen haben muss.

Nach Kollmann entsteht auch bei Amphibien der Müller'sche Gang, ganz wie bei Amnioten, unabhängig vom primären Urnierengang, d. h. als eine Ausstülpung vom Coelomepithel her. Nach Fürbringer ist das bei Salamandra nur ausnahmsweise der Fall. Vielleicht liegen hier die Uebergangsstufen zwischen der verschiedenen Bildungsweise des Müller'schen Ganges bei Anamnia und Amnioten. Weitere Untersuchungen sind abzuwarten.

3) Der Umstand, dass sich der Müller'sche Gang gleichwohl auch noch im männ-

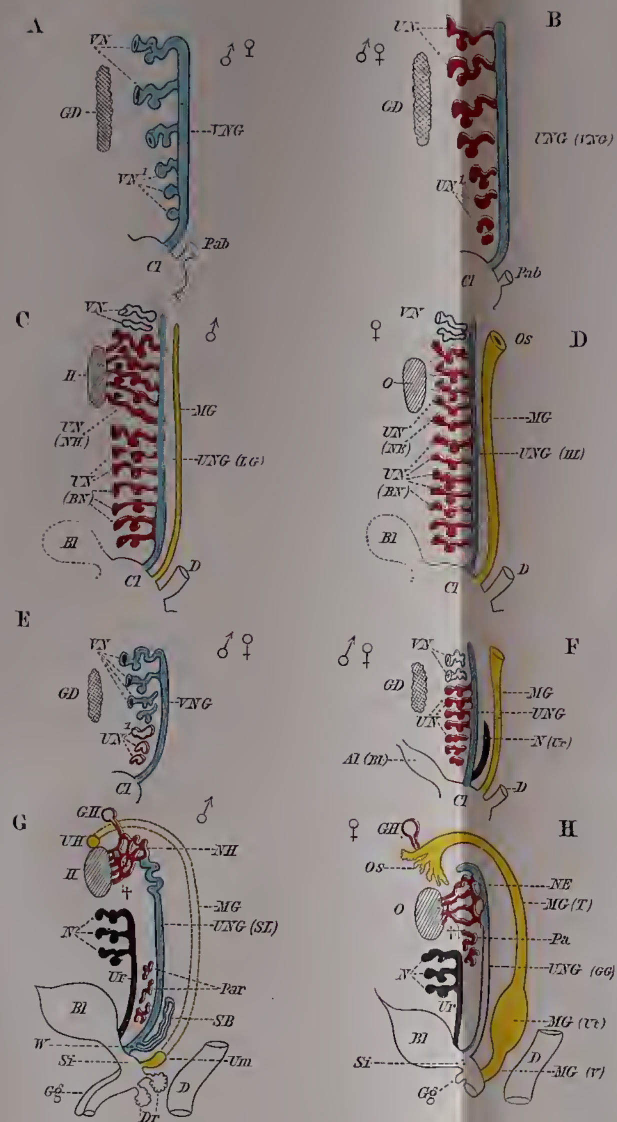


Fig 559. Schematische Uebersicht üher den Urogenitalapparat der Wirhelthiere.

A und *B* Vornieren- und Urnieren-System der Fische, *C* und *D* der Amphibien, *E* und *F* der Amnioten in foetalem d. h. in geschlechtlich noch nicht differenzirtem Stadium, *G* und *H* der Amnioten in erwachsenem Zustand (♂ Mann, ♀ Weib).

VN Vorniere, *VN¹* Dieselbe noch in der Anlage hegriffen, *VNG* Vornierengang, *UN* Urniere, bei *UN¹* noch in der Anlage begriffen, *NH*, *NE* Derjenige Theil der Urniere, der zum Nebenhoden und Nebeneierstock wird, *Par*, *Pa* Rudimente der Urniere: Paradidymis und Paroophoron, † Rete et Vasa efferentia testis, †† Ein diesen Gebilden homologes Netzwerk am Hilus ovarii, *GH* Gestielte Hydatide (†† und *GH* stellen ebenfalls Rudimente der Urniere dar), *BN* Derjenige Theil der Urniere, welcher bei Amphibien (und Selachiern) zur sogenannten Becken-Niere wird, *UNG* Urnierengang, welcher bei männlichen Amphibien (und Selachiern) zum Harnsamenleiter oder Leydig'schen Gang (*LG*), hei weiblichen zum Harnleiter (*HL*) wird. Bei den Amnioten männlichen Geschlechts wird daraus der Samenleiter (*SL*), im weiblichen Geschlecht der Gartner'sche Gang (*GG*), *SB* Die aus dem Urnierengang auswachsenden Samenblasen, *W* Weber'sches Organ, *MG* Müller'scher Gang, der sich bei Säugern in die Tuba (*T*), den Uterus (*Ut*) und die Vagina (*V*) differenzirt, *Os* Ostium abdominale tubae, *UH* und *Um* Ungestielte Hydatide und Uterus masculinus (Rudimente des Müller'schen Ganges), *N* Die aus dem Urnierengang auswachsende definitive Niere (Metanephros) der Amnioten, sammt dem Ureter (*Ur*), *Al* Allantois aus der die Harnhlase (*Bl*) hervorgeht, *Si* Sinus urogenitalis, *Gg* Geschlechtsglied, *GD* Geschleehtsdrüsen, *Cl* Cloake, *D* Enddarm, *Pab* Pori abdominales.

Das System der Vorniere ist in hlauem, das der Urniere in rothem, das der definitiven Niere der Amnioten in schwarzem, das des Müller'schen Ganges in gelbem Ton gehalten. Die noch in indifferentem Zustand befindlichen beiden Geschlechtsdrüsen sind in verschiedener Richtung schraffirt.

		Anamnia.	Amnioten.
Vorniere	Mann und Weib	Legt sich bei allen, über dem Amphioxus stehenden Fischen und Amphibien an, bleibt aber nur bei wenigen Fischen als bleibendes Harnsystem bestehen. Bei weitaus der grössten Mehrzahl der Fische geht sie noch, bevor das grösste Körperwachsthum erreicht ist, zu Grunde, wird in lymphoides Gewebe umgewandelt und tritt in Beziehungen zur Nebenniere. Bei allen Amphibien erleidet sie schon in embryonaler Zeit eine Rückbildung und verschwindet.	Legt sich wahrscheinlich bei sämmtlichen Amnioten an, erfährt aber schon in foetaler Zeit wieder eine vollständige Rückbildung. Ob Beziehungen zur Nebenniere bestehen, ist nicht bekannt.
Vornieren-gang	Mann und Weib	Bleibt bei allen Anamnia zeitlebens bestehen, gewinnt aber secundäre Beziehungen zur Urniere und wird zum Ausführungsgang derselben.	Bleibt bei allen Amnioteu zeitlebens bestehen, gewinnt secundäre Beziehungen zur Urniere und wird zum Ausführungsgang derselben.
Urniere	Mann und Weib	Fungirt bei weitaus der grössten Zahl der Fische zeitlebens als Harndrüse, gewinnt aber bei Selachiern und Amphibien in ihrem vorderen (proximalen) Abschnitt (Geschlechtstheil der Urniere) Beziehungen zum Geschlechtsapparat. Der hintere (distale) Abschnitt bleibt ausschliesslich als bleibendes Harnsystem bestehen.	Verliert bei allen Amnioten und zwar in der Regel schon in embryonaler Zeit ihre Function als Harndrüse, verschwindet zum grossen Theil und geht mit dem Rest Beziehungen zum Geschlechtsapparat ein.
	Mann	Wird in ihrem proximalen Abschnitt zum ganzen Nebenhoden, fungirt zugleich aber noch als Urniere.	Wird in ihrem proximalen Abschnitt zum Rete und den Vasa efferentia testis zum Kopf des Nebenhodens und vielleicht zur gestielten Morgagni'schen Hydatide, in ihrer distalen Partie wird sie zur Paradidymis und zum Giraldès'schen Organ.
	Weib	Wird in ihrem proximalen Abschnitt zum Nebeneierstock, was jedoch nur in topographischer Beziehung gilt. Physiologisch bleibt dieser Abschnitt noch reine Urniere.	Wird in ihrem proximalen Abschnitt zum grössten Theil des Parovariums, in seinem distalen zum Paroophoron.
Urnieren-Gang	Mann	Fungirt bei der grössten Mehrzahl der Fische als Ausführungsgang der Urniere. Bei Selachiern und Amphibien dient er, nachdem er durch Abspaltung des Müller'schen Ganges zum secundären Urniereugang (Leydig'scher Gang) geworden ist, als Harnsamenleiter.	Wird in seinem proximalen Abschnitt zum Körper und Schwanz des Nebenhodens, in seinem distalen zum Samenleiter (Vas deferens).
	Weib	Fungirt ausschliesslich als Ausführungsgang der Urniere, d. h. als Harnleiter.	Geht in der Regel zum grössten Theil zu Grunde; der proximale Theil erhält sich als eine Art von Sammelgang zuweilen im Bereich des Nebeneierstockes. In gewissen Fällen kann er in seiner Gesammtheit als Gartner'scher Gang persistiren.
Müller'scher Gang	Mann	Verfällt in postembryonaler Zeit einer Rückbildung, bleibt aber zeitlebens in seiner ganzen Continuität deutlich erkennbar.	Wird in seinem proximalen Abschnitt zur ungestielten Morgagni'schen Hydatide, in seinem distalen zum Uterus masculinus. Ausnahmsweise erhält er sich in seiner ganzen Länge als Rathke'scher Gang.
	Weib	Wird zum gesammten Tractus genitalis.	Wird zum gesammten Tractus genitalis (Tuba, Uterus, Vagina).
Niere und Ureter	Mann und Weib	fehlt.	Entwickelt sich vom distalen Ende des Urnierenganges aus.
Hunter'sches Leitband	Mann	fehlt.	bei Säugern: Gubernaculum Hunteri (Leitband des Hodens).
	Weib	fehlt.	bei Säugern: Ligamentum ovarii proprium, welches sich durch die Uterussubstanz hindurch ins Ligamentum uteri teres fortsetzt.
Geschlechts-drüse	Mann	Hoden.	Hoden.
	Weib	Ovarium.	Ovarium.

wird letzterer im weiblichen Geschlecht zum ausschliesslichen Geschlechtsgang und zerfällt als solcher in der ganzen aufsteigenden Wirbelthier-Reihe in drei Hauptabschnitte, in den **Eileiter (Tuba)**, den **Fruchthälter (Uterus)** und die zur Ausstossung der Frucht, beziehungsweise zur Copulation dienende **Scheide (Vagina)** (Fig. 559, **H**, *T*, *Ut*, *V*).

Der secundäre Urnierengang dient beim weiblichen Geschlecht nur als Harnleiter (Fig. 559, **D**, *UNG* (*HL*).

Bezüglich der weiteren Details, namentlich was das Verhalten der Geschlechtsdrüsen zu der vorderen Partie der (beim Männchen als Nebenhoden fungirenden) Urniere betrifft, verweise ich auf den speciellen Theil, sowie die schematische Darstellung (Fig. 559 **A**—**H**).

2) Amnioten.

Was die Entstehung des Müller'schen Ganges der Amnioten betrifft, so ist vor Allem das Eine fest zu halten, dass es sich dabei um keine vermittelnden Zwischenstufen von den Anamnia her handelt (vergl. übrigens die vorletzte Anmerkung). Jener Gang bildet sich vielmehr selbständig, d. h. ganz unabhängig vom Urnierengang, und zwar bei Säugern in Form einer auswärts von letzterem erfolgenden, trichterartigen Einstülpung[1]) des Coelomepithels, welche entlang dem Epithel der gleich näher zu besprechenden Tubenleiste nach hinten wächst und ganz allmälig erst den Urogenitalsinus erreicht. Im Gegensatz dazu handelt es sich bei Sauropsiden stets um eine ganz solide, im mesodermalen Gewebe erfolgende Anlage und von einer Betheiligung des Coeloms ist hier ursprünglich keine Rede.

Oben hohl geht jener Trichter übrigens auch bei Säugethieren nach hinten in einen soliden, aus Zellen bestehenden Theil über, und dieser hält sich auf seinem Weg zum Urogenitalsinus streng an eine an der lateralen Seite der Urniere entstehende Falte, nämlich die oben schon genannte, von einem Cylinderepithel besetzte „Tubenfalte“. Die Bildung der letzteren geht der Bildung des Müller'schen Ganges stets voraus. Erst secundär, und zwar in der Richtung von vorne nach hinten, höhlt sich der solide Theil des Ganges aus. — Letzteres gilt auch für die Reptilien und zwar speciell für die Eidechse; principiell stimmen damit auch die Vögel überein. Die bei letzteren vorkommenden mehrfachen Einstülpungen im Bereich des Vorderendes vom Müller'schen Gange erklärt Mihalcovics für unregelmässige, zufällige Unregelmässigkeiten (?).

Am proximalen Ende des Müller'schen Ganges, d. h. an den Lippen des Ostium tubae entstehen bei den höheren Amnioten Erhebungen, Einschnitte; das sind die sogenannten **Fimbrien** (Fig. 559, **H**, *Os*). Wohl davon zu sondern ist aber die bei Säugethieren zu hoher Be-

---

lichen Geschlecht anlegt, beweist, dass er hier früher ebenfalls physiologisch thätig gewesen sein muss, so dass seine später zu erwähnende Bedeutung für das weibliche Geschlecht schon als eine secundär erworbene aufgefasst werden muss.

1) Jene Einstülpungsöffnung, welche dem späteren Ostium tubae (Fig. 559, *Os*) der weiblichen Thiere entspricht, repräsentirt einen sehr primitiven Bildungsmodus (vergl. die Vorniere und Urniere).

deutung gelangende Fimbria ovarica. Diese stellt nach den Untersuchungen von Mihalcovics den proximalen Theil einer Peritonealleiste dar, die bei ganz jungen menschlichen Embryonen an der medialen Seite der Urniere, von der Tubenöffnung an bis zur Leistengegend hinunterzieht und deren mittlerer Theil zur **Geschlechtsdrüse** wird, während aus den andern Theilen solche Peritonealfalten entstehen, in deren freiem Rand das Bindegewebe sich strangartig verdickt. Der distale Strang ist als Hunter'sches Leitband bekannt, der proximale ist eben die Fimbria ovarica[1]). Die nahen Beziehungen dieser Fimbrie zum Eierstock finden in ihrer eigenen Entwicklung eine Erklärung: die Fimbrie ist nämlich der proximale Theil der Geschlechtsleiste, an welcher aber die specifischen Geschlechtszellen nicht zur Entwicklung kommen.

Bei den Sauropsiden bleiben die Müller'schen Gänge, wie bei den Anamnia, stets das ganze Leben hindurch getrennt und dies gilt auch noch für die niedersten Säugethiere, die Didelphen. Bei allen übrigen Mammalia aber kommt es noch in embryonaler Zeit zu einer mehr oder weniger ausgedehnten Verwachsung derselben und zwar beginnt dieselbe wahrscheinlich bei allen Monodelphen im oberen Drittel des sogenannten (siehe unten) Geschlechtsstranges, bevor noch der Durchbruch in den Urogenitalsinus erfolgt ist[2]). Bei allen Säugethieren weiblichen Geschlechts differenzirt sich der Müller'sche Gang in eine Tube, einen Uterus und eine Vagina (Fig. 559, **H**), bei deren Aufbau das mesodermale Gewebe des später zu besprechenden Geschlechtsstranges eine grosse Rolle spielt.

Wie bei den Anamnia, so spielt auch bei den Amnioten der Müller'sche Gang im männlichen Geschlecht nur eine sehr untergeordnete Rolle und verliert fast jegliche physiologische Bedeutung. Während sein proximaler Abschnitt zu dem unter dem Namen der **ungestielten Morgagni'schen Hydatide** bekannten kleinen Anhängsel des Hodens wird (Fig. 559, **G**, *UH*), confluiren die distalen Enden mit einander und erzeugen ein kleines Bläschen, den sogenannten **Uterus masculinus** (*Um*), der sich später in den Sinus urogenitalis (*Si*) öffnet. Dies gilt übrigens nur für die Säugethiere, da es bei den Sauropsiden im männlichen Geschlecht nie zum Durchbruch der Müller'schen Gänge in die Cloake kommt[3]).

Was nun die späteren Schicksale des Urnierenganges oder,

---

1) Die Geschlechtsdrüse geht bei ihrem später zu schildernden Descensus aus dieser ihrer ursprünglichen Längsrichtung bei vielen Säugern nachträglich in eine Querstellung über.

2) Darin erblickt Mihalkovics ein atavistisches Verhalten, insofern er jene primäre Verwachsungsstelle der Müller'schen Gänge mit jener Stelle der getrennten Geschlechtsgänge weiblicher Didelphyden (s. das specielle Capitel) vergleicht, wo letztere in der Gegend des Uterusmundes medianwärts eingeknickt sind und sich geradezu berühren; bei andern Marsupialiern verschmelzen hier die Gänge, während proximal der Uterusabschnitt und distalwärts der Vaginalabschnitt getrennt bleiben.

3) Bei Reptilien confluiren die distalen Enden der Wolff'schen Gänge zu einem in der Urogenitalpapille (diese ist zweifellos dem Colliculus seminalis resp. dem Hymen der Säuger homolog) liegenden kleinen Bläschen, das sich während der Brunstzeit mit Samen füllt. Auch bei Hasenarten sowie bei Delphin Esel und hier und da auch beim Pferd bildet sich diese Samentasche („Weber'sches Organ"). Während die Wolff'schen Gänge zur Bildung dieses Organs (Fig. 559 *H*, *W*) zusammenfliessen, fassen sie die Müller'schen Gänge zwischen sich und indem sie dann die zusammenstossenden Wände durchbrechen, entsteht aus beiden ein gemeinsamer Hohlraum (Mihalcovics).

wie er häufig auch genannt wird, des Wolff'schen Ganges beim männlichen Geschlecht anbelangt, so bestehen sie, um gleich mit der Hauptsache zu beginnen, darin, dass jener ausschliesslich in den Dienst des Geschlechtsapparates tritt (Fig. 559, **G**, **H**). Wie beim weiblichen Geschlecht der Müller'sche[1]), so dient beim männlichen der Urnierengang zur Abfuhr der Geschlechtsproducte, kurz er wird in seinem grösseren, distalen Abschnitt zum **Samenleiter (Vas deferens)** (Fig. 559, **G**, *UNG (SL)*) in seiner kleineren proximalen Partie aber zum Körper und Schwanz des **Nebenhodens**, (Fig. 559, **G**, *SL, NH*).

Beim weiblichen Geschlecht erfährt der Urnierengang seiner grössten Ausdehnung nach in der Regel eine Rückbildung, jedoch kann er da und dort (gewisse Säuger) als sogenannter **Gartner'scher Gang** erhalten bleiben (Fig. 559, **H**, *GG*). Im letzteren Fall ist er in der Seitenwand des Uterus und der Vagina zu suchen und seine Ausmündung würde nach dem, was ich oben über die homologen Beziehungen des Colliculus seminalis und des Hymens bemerkt habe, im Bereich des letzteren liegen.

Verhältnissmässig am häufigsten erhält sich das proximale Ende des Urnierenganges und betheiligt sich am Aufbau des später zu schildernden **Nebeneierstockes (Parovarium)** (Fig. 559, **H**, *NE*).

Anfänglich münden sowohl die Geschlechtsgänge als der Darm nach hinten zu in einen gemeinsamen Hohlraum in die sogenannte **Cloake** (Fig. 559, *Cl*), ein Verhalten, welches bei sämmtlichen Sauropsiden sowie auch noch bei den niedersten Säugethieren das ganze Leben bestehen bleibt. Bei den höheren Mammalia jedoch kommt es im Laufe der Entwicklung durch Bildung des **Mittelfleisches (Perineum)** zu einer Abspaltung jener Canalmündungen von einander, wodurch sowohl der Darm als auch der Urogenitalapparat getrennte Oeffnungen erhalten (Figur 559, **G**, **H**).

Die hierbei sich abspielenden Vorgänge sind äusserst complicirter Natur und erheischen eine besondere Besprechung, wobei ich die Erfahrungen von Mihalcovics am Kaninchen zu Grunde lege.

In der Concavität der bei 9—10 Mm. langen Embryonen noch starken Schwanzkrümmung liegt die Cloake, in welche oben und ventralwärts das Wurzelstück der Allantois (vergl. das Capitel über das Darm- und Gefäss-System) dahinter aber dorsalwärts der bedeutend engere Enddarm einmündet. Die Cloake setzt sich ventralwärts eine kurze Strecke in den Schwanztheil des Embryos hinein in einen blinden Fortsatz fort, den ich in früheren Capiteln schon als Schwanzdarm bezeichnet habe. Dieser soll nun, entgegen der gewöhnlichen Annahme der Autoren, nicht verschwinden, sondern soll zum Endtheil des definitiven Mastdarmes werden und nach aussen durchbrechen (Anusbildung). Diese Umbildung geschieht so, dass jene Falte mittelst der die hintere Wand des Wurzelstückes der Allantois in scharfer Knickung in die vordere Wand des Enddarmes übergeht, sich verdickt und sich zugleich distalwärts verschiebt,

1) Bei Ziegenböcken bleiben die Müller'schen Gänge unter der Form einer wohl entwickelten Vagina, Uterus und Tuben erhalten; auch beim Biber, Marder, Igel und Pferd sind rudimentäre Vaginae und Uteri vorhanden.

wobei sich ihr jederseits, also von rechts und links her, eine weitere von der Seitenwand des Beckens ausgehende Falte zugesellt. Die letztgenannten Falten, welche zwei von Epidermis bedeckte Cutisstreifen darstellen, kann man die seitlichen, die erstere unpaare, die mittlere Perinealfalte (Septum urethro-rectale) nennen. Kurz alle diese Falten zusammen erzeugen das spätere **Perinaeum**, d. h. eine Scheidewand, wodurch, wie oben erwähnt, das ursprüngliche Cloakenlumen in zwei Etagen zerlegt wird, eine hintere, welche, wie ebenfalls oben schon angedeutet, zur Verlängerung des Mastdarmes verbraucht wird, während die vordere eine stielartige Verlängerung der Allantoisblase darstellt. Dies ist der **Sinus urogenitalis** (Fig. 559, **G**, **H**, *Si*), an dessen Vorderwand das spätere **Geschlechtsglied** (*Gg*) aussprosst. Anfänglich hätte die Allantois noch in die Cloake hineingemündet, mit der sich rückbildenden Schwanzkrümmung und dem gleichzeitig entstehenden Urogenitalsinus aber schiebt sich die Oeffnung des letzteren mehr nach vorne und mündet vor dem Schwanzfortsatz des Embryos frei nach aussen in eine sagittal stehende Spalte, die **Fissura urogenitalis**. Daraus erhellt, dass die Cloake an der Bildung des Urogenitalcanales gar keinen directen Antheil nimmt.

Im Hintergrund des Sinus urogenitalis, d. h. da, wo letzterer in die eigentliche, weiterhin in den Nabelstrang sich fortsetzende Allantoisblase übergeht, münden seitlich die Wolff'schen und auch die erst später distal verwachsenden Müller'schen Gänge ein. Beide liegen in einem Bindegewebsstrang, der aus einer Verschmelzung der sogenannten Wolff'schen Leisten [1]) hervorgieng und der von Thiersch der **Geschlechtsstrang** (**Funiculus genitalis**) genannt wurde [2]). Seitlich in dem Geschlechtsstrang liegen auch die in ihrer Entwicklung gleich näher zu schildernden Ureteren.

Einen **Urogenitalcanal** besitzen nur die Säugethiere (incl. Mensch), bei den Vögeln kommt ein solcher zwar zur Entwicklung, verkümmert aber bald sammt der Allantois, aus welcher er entstand. Bei diesen münden daher alle jene Gänge (Ureteren, Müller'sche und Wolff'sche) in die Cloake. Ein Damm kommt hier nicht zur Entwicklung.

d) Das weitere Verhalten der Urniere und die definitive Niere der Amnioten (Metanephros).

Bei den Amnioten verliert die Urniere in der Regel noch im Laufe der Foetalperiode ihre ursprüngliche Bedeutung als Secretions-Organ und tritt, nachdem es zur Anlage der bleibenden Niere gekommen ist, wie wir dies bereits bei Selachiern und Amphibien

1) Darunter versteht man jene in's Coelom einragenden, die Urnierengänge und später auch die Müller'schen Gänge enthaltenden Längsfalten (Urogenitalfalten: Waldeyer).

2) Bei Monotremen und manchen Beutlern sowie bei allen Sauropsiden kommt es nicht zur Bildung eines eigentlichen Geschlechtsstranges d. h. zu keiner Verschmelzung der mesoblastischen Hüllen der Müller'schen Gänge resp. der Wolff'schen Stränge an deren distalem Abschnitt. Deshalb bleiben jene Gänge und Stränge bis zur Ausmündung in die Cloake getrennt. Auch bei den Nagern ist der Geschlechtsstrang noch sehr kurz. Wenn man erfährt, dass das Ligamentum latum der Säuger aus derselben Anlage entsteht, wie die Wände des weiblichen Geschlechtscanals selbst, d. h. aus dem mesodermalen Geschlechtsstrang, so kann es auch nicht befremden, dass sie glatte Muskeln führen. Dasselbe gilt für das Ligt. teres ovaricum, sacro- und recto-uterinum. Alle diese Gebilde

angebahnt sahen, in Verbindung mit dem Geschlechtsapparat. Dies geschieht beim männlichen Geschlecht, im Gegensatz zum weiblichen, nicht nur anatomisch, sondern auch physiologisch, d. h. es entstehen hier aus ihrem proximalen Abschnitt das im Corpus Highmori des Hodens liegende **Rete testis**, die **Vasa efferentia testis**, der **Kopf des Nebenhodens** und vielleicht die gestielte Morgagni'sche Hydatide, aus ihrem distalen die sogenannte **Paradidymis** (Fig. 559, **G**, *Par*), (Organ des Giraldès).

Im weiblichen Geschlecht gehen aus dem proximalen Abschnitte der Urniere der grössere Theil des **Nebeneierstockes (Parovarium)** (*NE*), sowie gewisse, in der Nähe des Hilus ovarii liegende Epithelstränge hervor, die den oben erwähnten Vasa efferentia und dem Rete testis des Mannes entsprechen (Fig. 559, **G, H**, †, ††) Aus der distalen Partie (*Pa*) entsteht das **Paroophoron**, welches dem Giraldès'schen Organ des Mannes entspricht.

Mit dem eigentlichen Stroma der Geschlechtsdrüse hat es die Urniere bei keinem der beiden Geschlechter zu thun.

Was nun endlich die Entstehung der **definitiven Niere** der Amnioten anbelangt, so geschieht sie auf folgende Weise. Aus der dorsalen Circumferenz des hintersten Endes vom Wolff'schen Gange, kurz, ehe sich dasselbe in die Cloake einsenkt, sprosst ein, im weiteren Wachsthum immer mehr nach vorn sich erstreckender Blindsack hervor, der Harnleiter der bleibenden Niere, d. h. der **Ureter** (Fig. 559, **F**, *N*(*Ur*)). Er wuchert, nach den Untersuchungen Kupffer's, Braun's, Sedgwick's, Balfour's und Mihalcovics' in eine langgestreckte, zwischen den Urwirbeln und dem Peritoneum gelegene Zellmasse hinein, welche hinter und theilweise auch noch dorsalwärts von den Urnieren beginnt und sich weit nach hinten erstreckt. Ob jene Zellmasse, die Balfour mit dem Namen Metanephrosblastem bezeichnet hat, unabhängig vom Peritoneum, aus mesodermalem Gewebe sich bildet (Sedgwick), oder ob sie, wie Braun und Fürbringer behaupten, aus einer zwischen Aorta und Wolff'schem Gang sich hineinerstreckenden Wucherung des Peritonealepithels hervorgehen, kann, wie es scheint, vorderhand nicht mit Sicherheit entschieden werden.

In das Metanephrosblastem eingedrungen, entsendet der Ureter an seiner medialen Seite eine Anzahl von blinden Sprossen, welche sich bald zu gabeln und in die aus dem Metanephrosblastem hervorgehenden Harncanälchen mit den Malpighi'schen Körperchen einzusenken beginnen (Fig. 559, **G, H**, *N*). Letztere stellen also die harnbereitenden Elemente dar, während aus dem sprossenden Ureter nur die Sammelgänge hervorgehen [1]).

Der Ureter steht übrigens bei Vögeln und Säugern [2]) an seinem

---

entstehen aus einer starken Falte, welche den Wolff'schen und den Geschlechtsstrang hinten an die Bauch- und Beckenwand anheften. Dasselbe gilt für die im Geschlechtsstrang des Mannes sich entwickelnde Prostata sowie für das die Ampullen der Samenleiter und die Samenbläschen umgebende Bindegewebe (Mihalcovics).

1) Dieser Auffassung steht eine andere von Remak und Kölliker entgegen, wonach die Auswüchse aus dem Ureter sämmtliche Tubuli uriniferi und die Kapseln der Malpighi'schen Körper bilden würden, während aus dem umgebenden mesodermalen Gewebe Blutgefässe entstehen.

2) Bei Reptilien bleibt der primitive Zustand der Einmündung des Ureters in das distale Ende des Urnierenganges zeitlebens erhalten.

Hinterende (Ausgangspunkt für seine Entwicklung) nicht lange mit dem Wolff'schen Gang in Communication, sondern beide Gänge erhalten dadurch je eine gesonderte Ausmündung in den Urogenitalcanal, dass in die hintere Wand des letzteren das beiden anfänglich gemeinsame Endstück aufgenommen wird.

Wenn dieses geschehen ist, liegen die beiden getrennten Mündungen zuerst noch nahe bei einander, doch nimmt jetzt schon der lateralwärts gelegene Ureter eine etwas höhere Lage ein, als der Wolff'sche Gang. In der Folge aber rücken die Einmündungsstellen der Ureteren immer höher an der hinteren Wand des Urogenitalcanales hinauf, bis sie an die Grenze der spindelförmig erweiterten Harnblase, und dann an deren hintere Wand gelangen. Dies beruht aber nicht sowohl auf einer activen Wanderung der Ureteren, als vielmehr auf einem stärkeren Auswachsen der hinteren Allantoiswand zwischen den Einmündungsstellen der Wolff'schen Gänge einer- und der Ureteren andrerseits (Mihalkovics).

Nachdem sich auf die eben geschilderte Weise das bleibende Excretionssystem entwickelt hat, beziehen sich die weiteren Veränderungen im Wesentlichen auf die oben schon erwähnte Umwandlung des Wolff'schen Ganges in den Samenleiter des Männchens, aus welchem kurz vor seiner Ausmündung, die **Samenbläschen** auswachsen, sowie auf die ebenfalls schon besprochene Rückbildung, beziehungsweise Umbildung der Urniere (Fig. 559, **G**).

e) Die Geschlechtsdrüsen.

Es erübrigt noch, auf die Entwicklung der weiblichen und männlichen **Geschlechtsproducte** einen Blick zu werfen.

Dabei wird sich die Frage erheben, erstens, von welchem Keimblatt sie abstammen, zweitens, ob dasselbe in der ganzen Reihe der Metazoën stets ein und dasselbe ist, und drittens, ob Eier und Samenzellen etwa verschiedenen Ursprungs sind, also verschiedenen Keimblättern angehören? Eine vierte Frage endlich wäre die, ob, wenn sich bei der Beantwortung der zweiten Frage wirklich eine Verschiedenheit der Keimblätter ergeben sollte, jene Verschiedenheit vielleicht als eine secundäre Erscheinung gedeutet und dennoch ein ursprünglich einheitlicher Bildungsmodus nachgewiesen werden könnte?

Die fundamentale Bedeutung dieser Fragen ist einleuchtend genug und es wird sich bei ihrer Beantwortung darum handeln, einen Thierkörper von möglichst einfachem Bau zur Untersuchung herbeizuziehen. Ein solcher liegt für uns vor in den Hydromedusen, die im Wesentlichen nach dem Typus der Gastrula gebaut sind, welche also nur zwei Keimblätter, ein Ektoderm und ein Entoderm, besitzen.

Früher nahm man an, dass sich bei dieser Thiergruppe die Geschlechtsproducte bald im Ektoderm, bald im Entoderm bilden, nun hat aber Weismann in neuester Zeit auf das Ueberzeugendste dargethan, dass sie ursprünglich im Ektoderm entstehen. In Folge der Um- und Rückbildung jedoch, die besonders der Medusenkörper in vielen Fällen erlitten hat, ist eine Verschiebung der Keimstätte ins Entoderm eingetreten, der Art, dass die „Urkeimzellen" (Weismann) schon vor ihrer Differenzirung in Sexualzellen das Ektoderm verlassen und ins Entoderm einwandern. So localisirt sich also

schon innerhalb des Typus der Coelenteraten die Keimstätte im Entoderm und die ursprüngliche, ektodermale Abstammung wird verwischt.

Solche Verschiebungen bis in die allerfrüheste, embryonale Zeit zurück, mögen auch der scheinbar mesodermalen Entstehung der Geschlechtsproducte der Wirbelthiere zu Grunde liegen. Hier kennt man nämlich durch alle Typen hindurch nur einen und denselben Bildungsmodus der Geschlechtsproducte. Stets handelt es sich um eine Differenzirung von **Peritonealzellen** (**„Keimepithel“**), welche, in ganz ähnlicher Weise, wie wir dies von der Anlage der Urniere constatiren konnten, von der freien Coelomfläche aus, zu beiden Seiten der Urwirbelplatten in dorsaler Richtung in das mesodermale Stroma hinein vor sich geht. Auf einen anfangs indifferenten Zustand der Geschlechtszellen folgen bald weitere, nach beiden Geschlechtern verschiedene Wachsthumsvorgänge und Beziehungen zum Urnierensystem etc., worauf ich schon früher aufmerksam gemacht habe.

Das Endresultat ist die Bildung einer männlichen und weiblichen Geschlechtsdrüse, eines **Hodens** und eines **Eierstockes** (Fig. 559, **A—H**, *GD*, *H*, *O*). Ueber die Eibildung im Speciellen wird später die Rede sein. Dasselbe gilt auch für die **accessorischen Geschlechtsdrüsen**, welche als Ausstülpungen des Epithels vom Urogenitalsinus entstehen und die im männlichen Geschlecht als Prostata, und Cowper'sche —, im weiblichen als Bartholini'sche Drüsen bezeichnet werden.

Zur Gewinnung eines leichteren Verständnisses und einer klareren Uebersicht mag folgende Tabelle und die schematische Darstellung auf Fig. 559 dienen.

Harnorgane.

Es liegt in der Natur dieses Organsystems, dass man es bequem in drei Abtheilungen gliedern kann: 1) in eine absondernde Drüse, die **Niere**, 2) in eine, als Reservoir dienende **Blase** und 3) in **ausführende Canäle**. Eins und zwei finden sich bei allen Wirbelthieren, die Blase aber kann fehlen.

FISCHE.

Bei Amphioxus ist bis jetzt ein Harnapparat nicht nachgewiesen und man sieht sich deshalb zu der Annahme gedrängt, dass eine modificirte Epithel-Strecke des Peribranchialraumes [1]) die stickstoffhaltigen Umsetzungsproducte der Körpersubstanz an das durch die Kiemenspalten in die Bauchhöhle austretende Wasser abgiebt (W. Müller). Kurz, es handelt sich hier ebenso wenig um ein differenzirtes Harndrüsenorgan, als um irgend welche Canäle, die man mit einem Vornieren- oder Urnierengang parallelisiren könnte.

Was die Excretionsorgane der übrigen Fische anbelangt, so habe ich die wesentlichsten Punkte schon in der entwicklungsgeschichtlichen Einleitung hervorgehoben.

1) Es handelt sich um Epithelstreifen, welche längs der ventralen Fläche des Peritoneums vom Porus abdominalis bis vor das Niveau der Leberausstülpung nach vorne sich erstrecken.

Gleichwohl aber will ich hier kurz noch einmal darauf zurückkommen.

Den denkbar einfachsten Harnapparat besitzen die **Myxinoiden** (vergl. Fig. 556), wo ein durch die ganze Körperhöhle reichender **Vornierengang** von Stelle zu Stelle, d. h. in segmentaler Anordnung kleine beutelartige Anhänge besitzt, in deren Grund ein Malpighi'scher Gefässknäuel hängt. Mit Ausnahme dieser Eintrittsstelle der relativ starken, jeweils direkt aus der Aorta entspringenden Gefässe ist der ganze übrige Renculus ringsum frei. Venen gehen aus diesen Körpern nicht zur Vena cava zurück.

Am Vorderende des Vornierenganges, und zwar in der Jugend mit diesem in direkter Communication, später aber von ihm abgeschnürt, liegt die **Vorniere** mit reichlichen peritonealen Mündungen und einer beschränkten Zahl von Glomeruli (Fig. 556, 559, **A**, *VN*, *VNG*).

Bei **Petromyzonten** zerfällt das Excretionssystem in einen vorderen, fadenartigen und einen hinteren, ein breiteres Band darstellenden Abschnitt. Ersterer stellt den an seinem Vorderende blind geschlossenen **primären Urnierengang**, letzterer die **Urniere** dar. Nachdem der Urnierengang auch längs der Urniere sich fortgesetzt und endlich deren verjüngtes Hinterende überschritten hat, gelangt er in den Sinus urogenitalis und mündet schliesslich auf einer von zwei Lippen umfassten Papille. Dabei bleiben die Gänge beider Seiten fast bis zur Mündungsstelle von einander getrennt, legen sich aber mit ihren Endstücken sehr eng aneinander.

Von der bei der jungen Larve auftretenden **Vorniere** bleibt bei dem geschlechtsreifen Petromyzon nichts übrig, als einige, auf die 2—3 ersten Mycommata beschränkte Peritonealcanäle (Wimpertrichter) und der Glomerulus. (W. Müller, M. Fürbringer.)

Beziehungen zu den selbständig entwickelten Genitalien finden sich in dem Excretionssystem der Petromyzonten so wenig, wie in demjenigen der Myxinoiden. Hier wie dort gelangen Eier und Samen in die Leibeshöhle und werden durch die Abdominalpori entleert.

Was die **Teleostier** betrifft, so handelt es sich bei einigen, wo die Eier ohne weitere Vorrichtungen direkt in die Bauchhöhle und von hier durch die Abdominalpori nach aussen treten, um dieselben einfachen Verhältnisse des Urogenitalapparates, wie bei Cyclostomen (Salmoniden, weibliche Aale). Stets entwickelt sich eine **Vorniere**, die als solche persistiren und, falls es nicht zur Anlage einer Urniere kommt, als alleiniger Harnapparat fungiren kann (Fierasfer). In andern Fällen wandelt sie sich in ein lymphoides Organ um, vergl. die Nebenniere. Diese zuerst von Stannius gemachte Entdeckung kann ich an zahlreichen, eigenen Präparaten bestätigen.

Bei weitaus der grössten Zahl der Teleostier spielt die **Urniere** die Hauptrolle und sie ist es, welche die bleibende Niere darstellt. Stets liegt sie dorsal zwischen Wirbelsäule und Schwimmblase, und zwar in der Regel durch eine straffe, fibröse, subperitoneal gelagerte Membran von der Leibeshöhle abgeschlossen [1]).

---

1) Nach den Untersuchungen von K. Möbius sind die das Nest des Seestichlings (Spinachia vulgaris) umspinnenden zarten, elastischen, seidenähnlichen Fäden als ein ursprünglich schleimiges und später im Wasser hart gewordenes Secret der Harncanälchen des männlichen Thieres anzusehen. Zur Zeit der Fortpflanzung hypertrophiren der Enddarm, die sogenannte Harnblase und der caudale Abschnitt der Nieren.

Ihre Ausdehnung ist eine sehr verschiedene, manchmal erstreckt sie sich als ein langes, schmales Band von der Schädelbasis bis zum Ende der Rumpfhöhle oder gar noch über die letztere hinaus und in die Schwanzwurzel hinein (Gadoides, Salmones u. a.), in andern Fällen verbreitet sie sich nur über einen mehr oder weniger grossen Abschnitt des Rumpfes. Die zahlreichen Formschwankungen beruhen theils auf gewissen Verhältnissen der Wirbelsäule und der Rippen, theils auf solchen der Schwimmblase, auch werden da und dort ein asymmetrisches Verhalten, sowie die verschiedensten Grade von Verwachsungen beider Nieren beobachtet. Letzteres gilt namentlich für den Caudaltheil.

Die Harnleiter, die man höchstwahrscheinlich als primäre Urnierencanäle aufzufassen hat, sind theils in der Nierensubstanz eingebettet, theils liegen sie an ihrer ventralen oder lateralen Fläche, überall seitliche Gänge aus dem Parenchym aufnehmend, frei zu Tage. Gegen das hintere Rumpfende zu fliessen sie in der Regel zusammen und blähen sich zu einer, den mannigfachsten Form- und Grössenschwankungen unterliegenden **Blase** auf. Letztere ist aber, wenn sie auch immerhin als „Harnblase“ fungirt, selbstverständlich nicht als Homologon des gleichnamigen Organs der Amnioten aufzufassen [1]).

Das kurze Endrohr der Blase, die sogenannte Urethra mündet meistens hinter dem After und zwar entweder getrennt für sich oder zusammen mit den Geschlechtsöffnungen in einem Porus urogenitalis. In dem ersteren, ungleich häufigeren Fall mündet die Harnröhre hinter dem Porus genitalis und dieser seinerseits liegt hinter dem After. Sehr gewöhnlich münden die Harn- und Geschlechtsöffnungen, mögen sie getrennt oder verschmolzen sein, auf einer niedrigeren oder höheren Papilla urogenitalis, die bei Blenioïden, Gobioïden, Cyclopoden u. a. eine ziemliche Länge erreichen kann.

Zu den Generationsorganen bieten die Excretionsorgane der Teleostier, soviel bis jetzt bekannt ist, nur sehr geringe Beziehungen und nirgends ist bis jetzt eine Differenzirung des primären Urnierenganges in einen secundären Urnieren-, sowie in einen Müller'schen Gang nachgewiesen.

Das Excretions-System der **Selachier** wurde schon in der entwicklungsgeschichtlichen Einleitung einer kurzen Betrachtung unterzogen und dabei ergab sich, dass unter Abspaltung des primären Urnierenganges in einen Müller'schen und einen secundären Urnierengang die Urniere in einen vorderen und hinteren Abschnitt zerfällt. Ersterer setzt sich beim Männchen mit der Geschlechtsdrüse in Verbindung und entsendet seine Canälchen ohne

---

In den Epithelzellen der letzteren. welche dabei verschiedene histologische und microchemische Zustände durchlaufen, bildet sich das Spinachia-Mucin. Dieses gelangt dann in die Harnleiter und von dort in die Blase, wo es sich anhäuft. Nach Ausstossung des Secretes, d. h. nach der Fortpflanzungszeit, vermindert sich wieder das Volumen der Nieren und der Harnblase. Beide sind dann nicht grösser, als bei weiblichen Individuen von gleicher Körperlänge und die Harnblase enthält, wie bei Weibchen, den farblosen, wässerigen Harn. Möglicherweise handelt es sich bei dem ebenfalls Nestfäden spinnenden Chironectes pictus um ähnliche Verhältnisse.

1) Bei grosser Kürze der Niere, wie z. B. bei Thynnus vulgaris, vereinigen sich die Harnleiter zu einem langen, unpaaren Canal, der in die Blase und zwar bald in den Körper, bald in den Hals derselben sich einsenkt. Die meist in der Mittellinie hinter dem Enddarm liegende Blase kann zweizipfelig, oder einfach rund, elliptisch, wurst- oder spindelförmig sein (Stannius).

Weiteres in den secundären Urnierengang, letzterer dagegen, der als reine Niere persistirt, entleert sein Secret durch Vermittlung von Harnleitern in den secundären Urnierengang, wodurch dieser zugleich als Harn- und Samenleiter fungirt.

Beim Weibchen[1]) steht die Geschlechtsdrüse in gar keiner Beziehung zum secundären Urnierengang, die Eier werden vielmehr durch den Müller'schen Gang entleert und dessen Mündung und Anfangsstück entspricht, was ich ergänzend hinzufügen will, der ursprünglichen Oeffnung des Vornierenganges, welch letzterer also an seinem proximalen Ende bei beiden Geschlechtern zeitlebens ungespalten bleibt[2]).

Was nun das weitere Verhalten der anfänglich ein ganz einheitliches Organ darstellenden Urnierencanälchen betrifft, so setzen sie sich durch Sprossenbildung unter einander in Verbindung. Nachdem dieses geschehen ist, verlängern sich die letzten, in den Urnierengang einmündenden Enden einer grösseren Anzahl der nach hinten gelegenen Urnierencanälchen ausserordentlich und reissen sich zugleich von ihren ursprünglichen Einmündungsstellen in den Urnierengang los. Indem sich dann die so entstandenen langen Gänge mehr und mehr differenziren, öffnen sie sich durch eine bei verschiedenen Selachiern verschieden grosse Anzahl von Löchern in das hinterste Ende des secundären Urnierenganges (Weibchen) oder in die Cloaca urogenitalis (Männchen).

Bei den Weibchen vereinigen sich die Leydig'schen Gänge und die eigentlichen Harnleiter zu einem in der Mittellinie verlaufenden und in der Cloake meist auf einer Harnpapille mündenden Harnleiter; neben jener findet sich links und rechts eine bei jungen Thieren constant verschlossene Oeffnung, die weibliche Geschlechtsöffnung. Bei Männchen dagegen münden häufig Harnleiter und Samenleiter isolirt von einander in einen Sinus urogenitalis, dessen einfache Oeffnung meist auf einer ziemlich weit in die Cloake vorspringenden Penispapille angebracht ist; wo der problematische untere Abschnitt des Müller'schen Ganges als Uterus masculinus bestehen bleibt, mündet dieser gleichfalls in den Sinus urogenitalis ein (Semper).

Was die Form der Niere betrifft, so stellt sie bei den Squaliden im Allgemeinen ein plattes, lang gestrecktes, rechts und links von der Wirbelsäule gelagertes Organ dar, an dem man häufig eine schmälere vordere und eine etwas stärkere mittlere und hintere Partie unterscheiden kann. An seinem Aussenrande eingekerbt, zeigt es zeitlebens mehr oder weniger deutliche Spuren einer Segmentirung. Die **Segmentaltrichter** finden sich nach Semper's Angaben zeitlebens bei folgenden Gattungen: Squatina, Acanthias, Spinax, Centrophorus, Scymnus, Hexanchus, Pristiurus, Chiloscyllium, Scyllium und wahrscheinlich auch bei Centrina. Die grösste Anzahl von Segmentaltrichtern, die übrigens nicht nur bei den verschiedenen Gattungen, sondern sogar bei einem und demselben

1) Bei den männlichen Haien ist der bleibende Rest des Vornierenganges, da seine Abspaltung hier schon weiter vorne beginnt, ungleich kürzer als bei Weibchen. Andererseits schreitet aber bei dem ersteren die Abspaltung nach hinten zu nicht über das Ende des Mitteldarmes hinaus fort.

2) Einzig und allein bei Laemargus borealis bleiben die Geschlechtsorgane ausser jeder Beziehung zum Excretionssystem, d. h. es kommt gar nicht zur Abspaltung des primären Urnierenganges, so dass hier die Geschlechtsproducte durch die weiten Abdominalpori entleert werden (Turner).

Individuum nach Zahl und Form den grössten Schwankungen unterliegen, findet sich bei Centrophorus, die geringste bei Pristiurus, nämlich 10—11. Sie sind bei erwachsenen Thieren ausnahmslos in viel geringerer Zahl vorhanden, als die der Leibeshöhle entsprechenden Wirbel, denn, obgleich sie ursprünglich mit diesen in fast gleicher Anzahl angelegt werden, so gehen doch immer mindestens einige und zwar zunächst immer die vordersten zu Grunde oder in andere Theile über.

Die Eingänge zu den mit Flimmerepithel ausgekleideten Trichtern schwanken ebenfalls nach verschiedenen Selachiergattungen in ihrer Form und Grösse (zwischen 1 mm — 3 cm) und dasselbe gilt für die gegenseitigen Abstände der Trichter. Im Trichtergrund finden sich netzartig verbundene Wülste und Falten, der Uebergang des Trichterrandes aber in das übrige Peritonealepithel kann ein ganz flacher oder ein wallartiger sein und dabei kann sich das Flimmerepithel mehr oder weniger weit auf die Umgebung ausdehnen.

Was das Harnsystem der **Ganoiden** betrifft, so soll hier dasjenige von Acipenser und Spatularia etwas eingehender beschrieben werden. Man wird daraus ersehen, dass sich sehr nahe Anknüpfungspunkte an dasjenige der Selachier ergeben.

Die Nieren stellen lange von der Basis cranii bis zur Cloake sich erstreckende, vom parietalen, stark pigmentirten Bauchfell aufs Engste bedeckte Organe dar, an welchen man drei Abschnitte unterscheiden kann: 1) einen aufgetriebenen Kopf-, 2) einen bandartig eingeschnürten Mittel- und 3) endlich einen breit beginnenden, nach hinten aber kegelförmig sich verjüngenden Bauch- und Caudaltheil. An dem letzteren (Fig. 560, N^2) ist die rechte und linke Niere in der Mittellinie zu einer unpaaren Masse verwachsen. Weiter nach vorne bleibt jede Hälfte auf eine grosse Strecke von der andern getrennt (Fig. 560, N^7), der Kopftheil (N) aber ist wieder in der Mittel linie durch eine schmale Substanzbrücke (Fig. 560, *) verbunden. Der vorderste Ab-

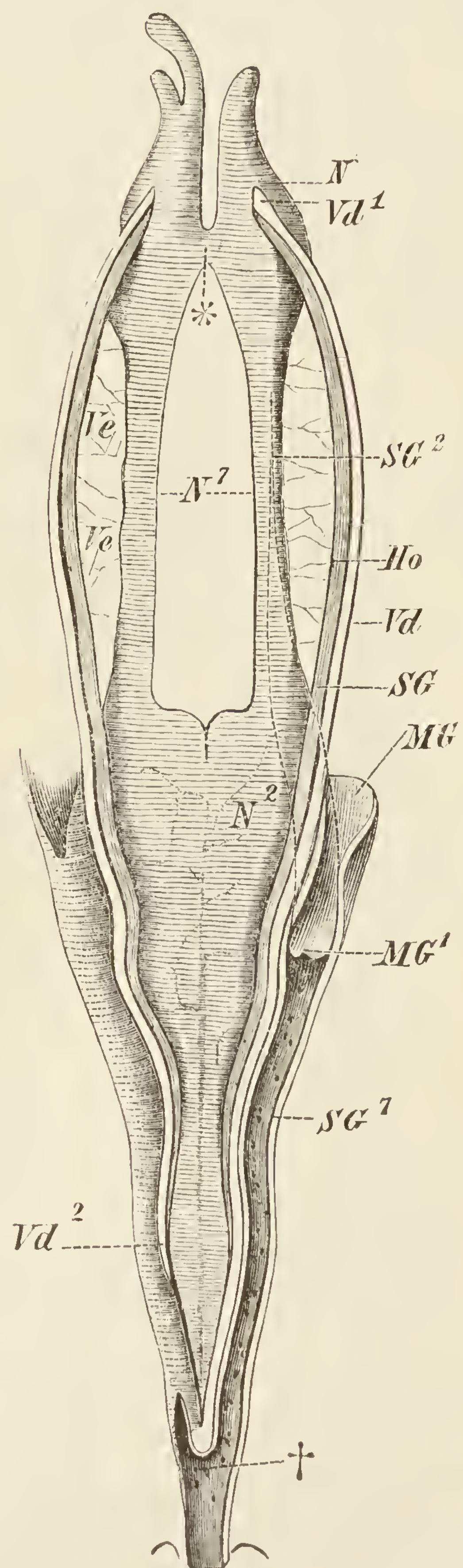


Fig. 560. Männlicher Urogenitalapparat des Störs.
N, N^1, N^2 Die verschiedenen Abschnitte der Niere, SG, SG^1, SG^2 die verschiedenen Abschnitte ihres Ausführungsganges, Vd, Vd^1, Vd^2 Vas deferens, *Ho* Hoden, *Ve Ve* Netz der Vasa efferentia testis, *MG* Müller'scher Gang, der hich bei MG^1 mit dem Sammelgang der Niere verbindet, † Stelle des Zusammenflusses der Sammelgänge der Niere.

schnitt des Kopftheiles beginnt schon zuweilen unter der Schleimhaut des Kiemenraumes, allein hier findet sich keine eigentliche Nierenstructur und dies gilt auch für den weiter nach hinten liegenden Kopftheil sowie für einen grossen Abschnitt des Mitteltheils [1]). Dieser ganze Nierenbezirk entspricht der Kopfniere der Teleostier und wird, wie diese, histologisch sich verändernd, in adenoides Gewebe (Nebenniere?) verwandelt (Fig. 560 *N*) [2]).

Der Sammelgang (*SG*, SG^{1-2}) beginnt vorne im Brusttheil der Niere fein zugespitzt und läuft von hier an am lateralen Nierenrand zur Cloake herab. Eine kleine Strecke hinter der Stelle, wo beide Nierenhälften zu einer Masse zusammenfliessen, erweitert er sich sehr stark, nimmt den, in der Regel nur kurzen Müller'schen Gang (*MG*) auf und läuft dann als primärer, geräumiger Urnierengang (Vornierengang) bis zum hinteren Nierenende, wo er mit dem der anderen Seite zusammenfliesst und kurz hinter dem Anus auf einer kurzen, röhrenförmigen Papille ausmündet (Wiedersheim).

Schlitzt man den Ureter auf (vergl. die rechte Seite der Fig. 560), so sieht man in der ganzen Ausdehnung seiner dorsalen Wand (bei SG^1) eine grosse Zahl (150 und mehr) Sammelgänge von der Niere einmünden. Es geschieht dies durch feinere und gröbere, zum Theil in Querreihen stehende Poren, die sich auch noch, wenn auch spärlicher, in jenem Abschnitt finden, wo die beiden Ureteren bereits zusammengeflossen sind (Fig. 560, bei †).

Diese Schilderung gilt in ganz gleicher Weise für Acipenser wie für Spatularia, nur dass bei letzterer die Hinterenden der Ureteren auf eine viel längere Strecke zusammenfliessen, wogegen sie nach vorne von der Einmündungsstelle der Tuben kürzer sind.

Von den in foetaler Zeit in ganz gleicher Weise, wie bei Selachiern, vorhandenen Peritonealtrichtern scheinen sich in postembryonaler keine Spuren mehr zu erhalten. Auch bei den übrigen Ganoiden ist hierüber nichts bekannt.

Bei Polypterus und Amia stellen die Nieren gleichmässige, schmale Bänder dar, die rechts und links von der Aorta, dicht auf der Wirbelsäule aufliegen und die bei dem erstgenannten Ganoiden metamere Aussackungen in die an der ventralen Circumferenz jedes Wirbelkörpers befindlichen Spalten hinein erzeugen.

Bei Polypterus sowohl wie bei Amia erstrecken sie sich von der Herzgegend an durch die ganze Leibeshöhle hindurch. Der Ureter läuft, stets Sammelgänge aufnehmend, an ihrer

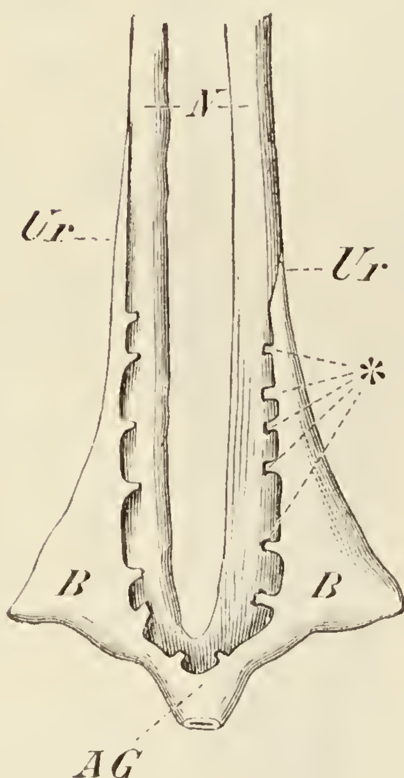


Fig. 561. Die hinteren Nierenenden von Amia calva. *Ur Ur* Die Ureteren, welche bei *BB* eine Anschwellung zeigen, *N* Nieren, aus welchen Sammelgänge (*) zum Ureter ziehen, *AG* Gemeinschaftlicher Ausführungsgang der Ureteren.

1) Nach Balfour und Parker bietet die Niere von Lepidosteus ganz dasselbe Verhalten dar.

2) Dieser Nierenabschnitt stimmt in histologischer Beziehung mit der Thymusdrüse überein und beide haben auch im Bereich des Kiemenraumes eine benachbarte Lage. Ob genetische Beziehungen zwischen ihnen existiren, müssen weitere Untersuchungen lehren.

lateralen Seite herab, verdickt sich nach hinten zu immer mehr und schwillt bei Amia schliesslich jederseits zu einer zipfelmützenartigen, lateralwärts gerichteten Harnblase an (Fig 5Fl, *B B*). Die Blasen beider Seiten fliessen nach hinten zu einem weiten gemeinsamen Gang zusammen, welcher hinter dem Anus ausmündet.

Was die **Dipnoër** anbelangt, so stellen sie, wie in manchen anderen Punkten, so auch hinsichtlich ihres Urogenitalapparates, ein Bindeglied zwischen Fischen und Amphibien dar. Es sollen hier zunächst die mehr oder weniger gelappten Nieren von Protopterus etwas eingehender beschrieben werden (Fig. 562). Sie entsprechen in ihrer Gesammtheit, wie bei Ganoiden und Amphibien, der Urniere und liegen als längliche, bandartige Körper (*N* N^1) (bei Ceratodus sind sie grobgelappt und relativ viel kleiner) ziemlich weit lateralwärts von der Wirbelsäule, beginnen etwas vor der Rumpfmitte fein zugespitzt und verbreitern sich allmälig im Laufe nach rückwärts, während sie zugleich von beiden Seiten so stark convergiren, dass ihre, dorsalwärts von der Cloake liegenden, abgerundeten Hinterenden in der Mittellinie beinahe zusammenstossen.

Die schmalen Sammelgänge liegen in die Niere eingebettet[1]). Ihre Hinterenden legen sich, nachdem sie die Nieren verlassen und eine freie Lage gewonnen haben, innerhalb der dorsalen Cloakenwand aufs Engste aneinander, bleiben aber innerlich bis zu ihrer Ausmündung in die Cloake (Fig. 562, Ur^1 Ur^1), welche durch eine unpaare, dorsal von der Geschlechtsöffnung gelegene Oeffnung erfolgt, von einander getrennt. Wie die Sammelgänge in morphologischer Hinsicht zu deuten sind, erscheint noch nicht sicher ausgemacht, wahrscheinlich handelt es sich um ähnliche Verhältnisse wie bei Selachiern und Urodelen.

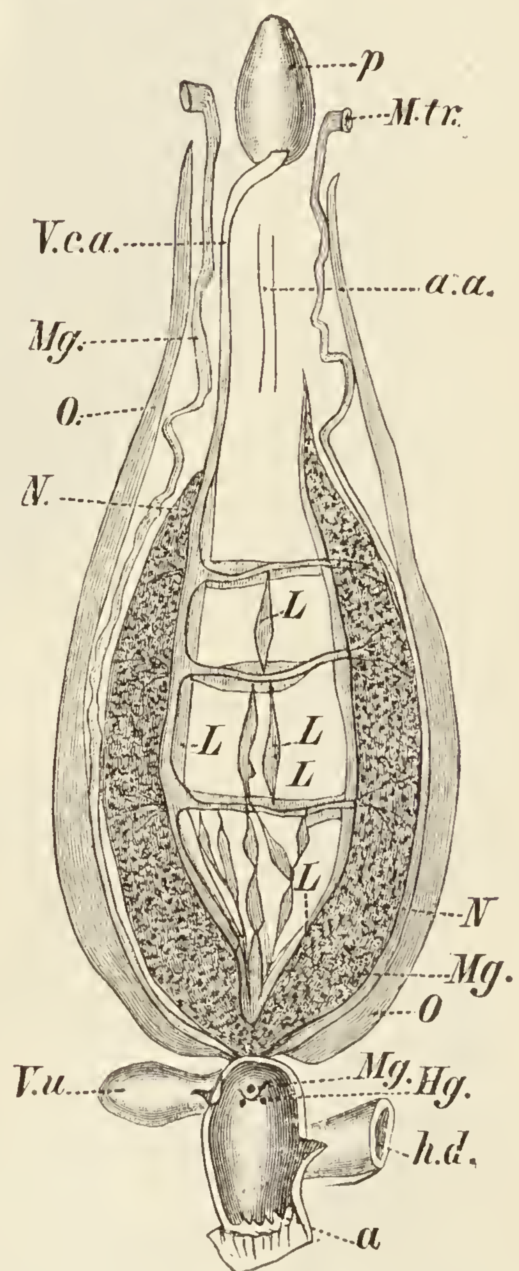


Fig. 562. Ventrale Ansicht des weiblichen Urogenitalapparates von Protopterus. Die Eierstöcke und Niere sind auseinandergelegt. Nach H. Ayers.
aa Aorta, *p* Pericardium, *Vca* Vena cava inferior, *a* Anus, *N*, *N* Nieren, *Hg* Harnausführungsgang, *O* Ovarium, *Mg* Müller'scher Gang, *M.tr.* Ostium tubae, *V.u* Vesica urinaria, *hd* Hinterdarm, *L*, *L* Lymphoide Substanz.

Ob die Dipnoër Nephrostomen besitzen, ist noch nicht bekannt, allein ihre Existenz ist durch H. Ayers immerhin sehr wahrscheinlich gemacht.

Die Harnblase erachte ich für morphologisch gleichwerthig mit derjenigen der Amphibien.

1) Bei Ceratodus liegen sie einer Bauchfellspalte (H. Ayers).

AMPHIBIEN.

Ueber das Excretionssystem der Amphibien verdanken wir die werthvollsten Mittheilungen J. W. Spengel und ich werde deshalb

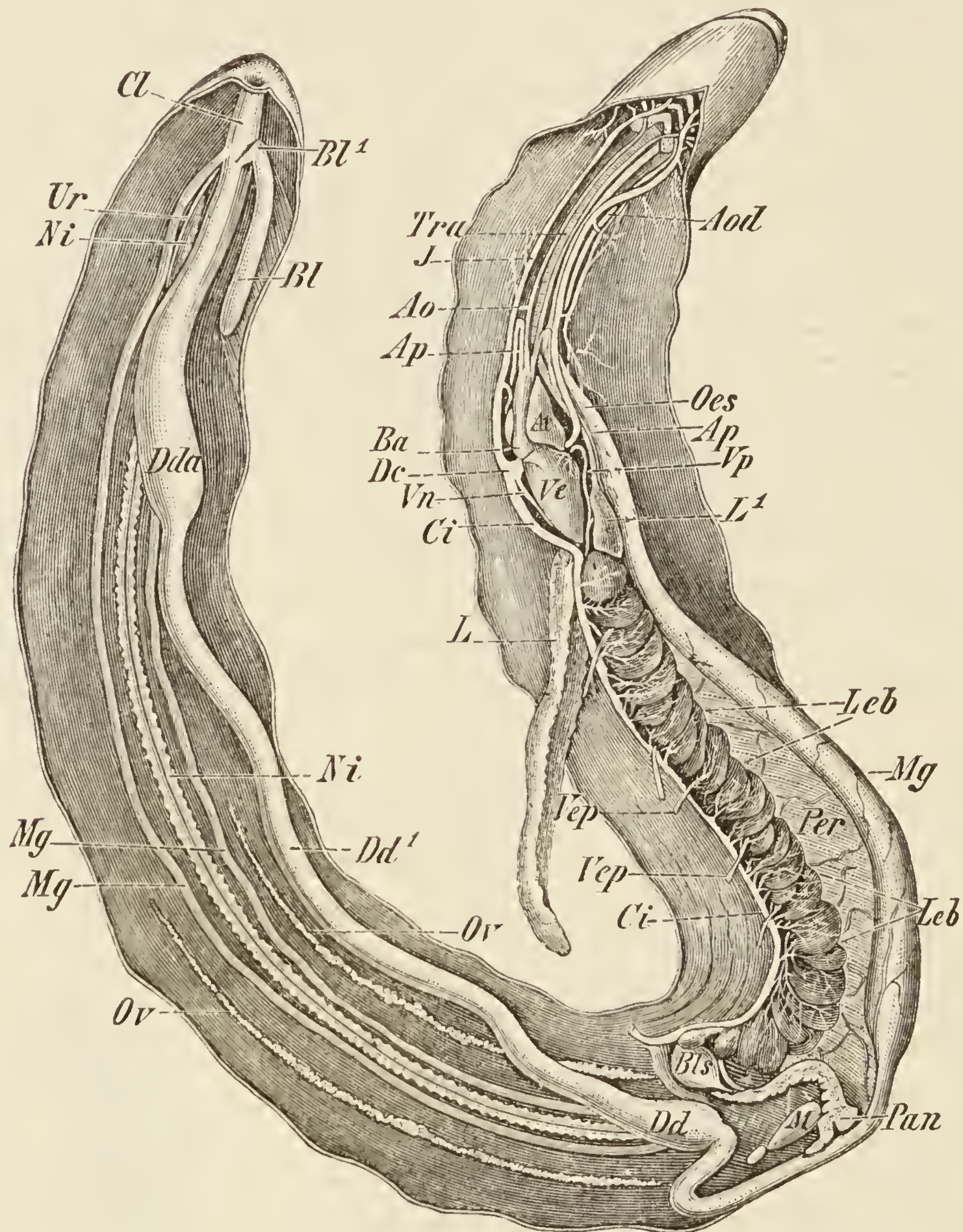


Fig. 563. Der gesammte Situs viscerum von Siphonops annulatus (♀). Die Körperdecken sind in der ventralen Mittellinie geschlitzt und nach beiden Seiten auseinandergelegt.

Tractus intestinalis: *Oes* Oesophagus, *Mg* Magen, *Dd Dd*¹ Mitteldarm, *Dda* Enddarm, *Cl* Cloake, *Bl Bl*¹ der vordere grössere und der hintere kleinere Zipfel der Harnblase, *Leb* Leber, *Bls* Gallenblase, *Pan* Pankreas, *M* Milz, *Per* Peritoneum (Ligamentum gastro-hepaticum)

Urogenitalorgane: *Ov Ov* Ovarien, *Mg Mg* Müller'sche Gänge = Oviducte, *Ni Ni* Niere, *Ur* Ureter.

Respirationssystem: *L* Rechte, wohl ausgebildete, *L*¹ linke rudimentäre Lunge, *Tra* Trachea.

Circulationssystem: *Ve* und *At* Ventrikel und Atrium des Herzens, *B* Conus arteriosus, *Ao* Aorta ascendens der rechten Seite; die der linken Seite ist nicht besonders bezeichnet, *Aod* Aorta descendens der linken Seite, *Ap Ap* Arteria pulmonalis, *Vp* Vena pulmonalis, *Vn* Vene, welche das Blut aus dem Urogenitalsystem, aus der Muskulatur des Rückens und aus dem Wirbelcanal zum Herzen führt, *J* Vena jugularis, *Ci* Vena cava inferior, *Dc* Ductus Cuvieri, *Vep Vep* Vena portarum.

seine Resultate der folgenden, auf die Gymnophionen und Urodelen sich beziehenden Schilderung im Wesentlichen zu Grunde legen.

Die ursprünglichsten Verhältnisse treffen wir bei **Gymnophionen** (Fig. 564, **A**, **B**), wo die Nieren in Form eines langen, jederseits nur

1—2 Mill. breiten, etwas varicösen Bandes *(N)*, einzig und allein durch die Aorta und die Hohlvene von einander getrennt, vom Herzen bis zum Vorderende der oft langgestreckten Cloake reichen [1]).

Sie bestehen aus einzelnen Knäueln, wovon je einer, in embryo-

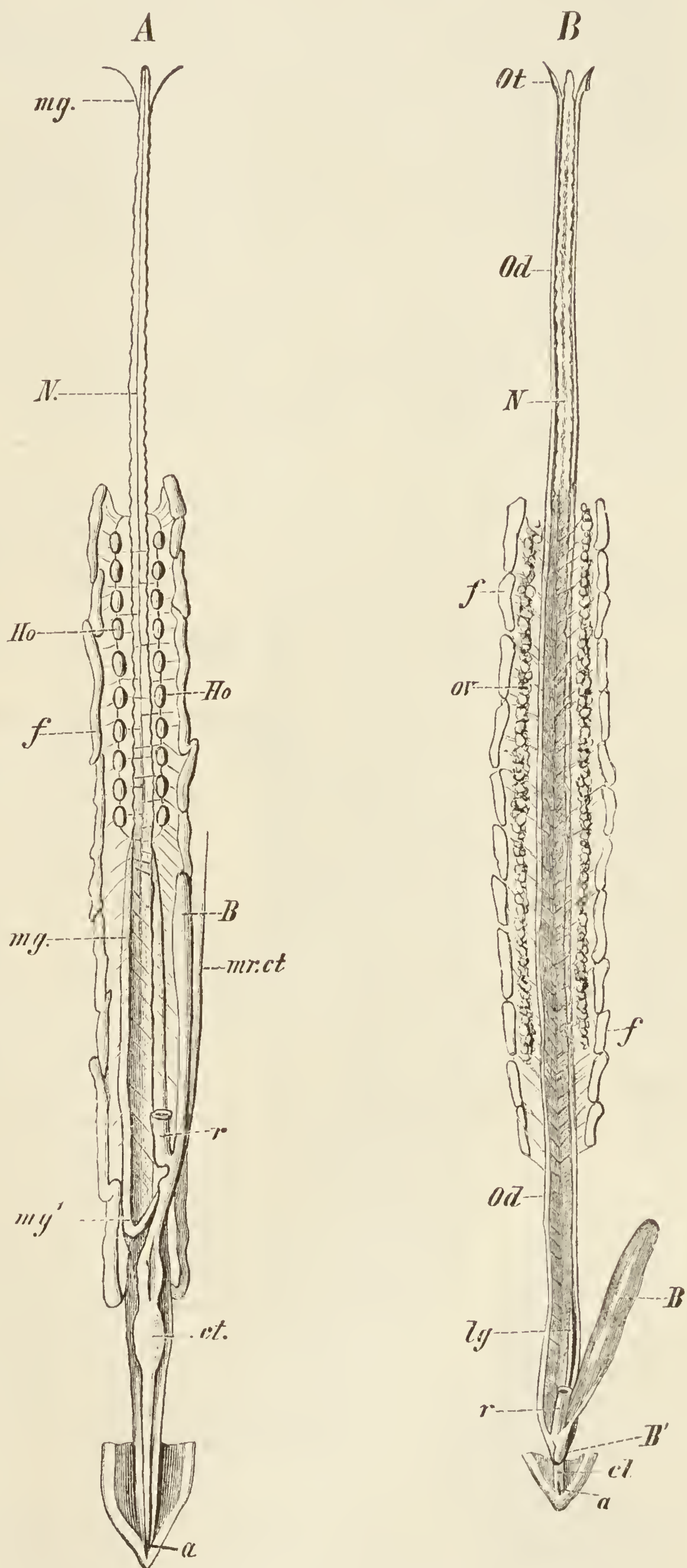


Fig. 564. Das männliche (*A*) und weibliche (*B*) Urogenitalsystem von Epicrium glutinosum. Nach J. W. Spengel.

NN Niere, *mg*, *mg*[1] der Müller'sche Gang des Männchens, welchem beim Weibchen der Oviduct *Od* entspricht, *Ot* Ostium tubae, *Ho* Hoden, *ov* Ovarium, *ff* Fettkörper, *lg* Leydig'scher Gang, *B*, *B* Harnblase, *ct*, *cl* Cloake, die sich bei *a* nach aussen öffnet, *mr.ct* Musculus retactor cloacae, *r* Rectum.

1) Nur bei Coecilia lumbricoides erstrecken sich die Nieren nicht so weit nach vorne, sondern endigen bereits in der Gegend des Hinterendes der Leber, resp. des Vorderendes der Geschlechtsorgane. Gleichwohl lässt sich auch hier die Niere, wenn auch z. Th. nur in schwachen Rudimenten, noch weiter nach vorne verfolgen.

naler Zeit, einem Malpighi'schen Körperchen, einem Peritonealtrichter oder Nephrostom, sowie einem Wirbel und einem Ausführungsgang entspricht. Kurz, auch hier handelt es sich, so gut wie bei Fischen, um deutliche Ausprägung von **Segmental-Organen**. Im späteren Alter persistirt dieses Verhalten zuweilen im vordersten Nierenabschnitt, während in der übrigen, grösseren Masse der Niere durch secundäre Wachsthumsgänge bis zu 20 Trichter in einem einzigen Segment getroffen werden. In Folge dessen mag die Gesammtzahl der Nephrostomen bei etwa 60 Segmenten in jeder Niere nahe an tausend oder gar darüber betragen.

Bezüglich ihres histologischen Verhaltens stimmen die Segmental-Organe (Fig. 565) der Gymnophionen und Urodelen mit einander überein. Die Bowman'sche Kapsel (*M*) ist von einem flachen, stets wimperlosen Epithel ausgekleidet, und wird vom Glomerulus in der Regel nur unvollständig erfüllt. Nach einer Seite setzt sich die Kapsel in einen, mit polygonalem Wimperepithel ausgekleideten Canal (*a*) fort und dieser nimmt seitlich einen zweiten wimpernden Canal (*b*) auf, welcher vom Peritonealtrichter (*ST*) ausgeht.

Die Haare aller dieser Wimperzellen sind gegen den Ausführungsgang, d. h. gegen den Sammelgang der Niere gerichtet und dass die Strömung wirklich in dieser Richtung vor sich geht, zeigt in die Bauchhöhle lebender Thiere eingebrachtes Carmin.

Am Trichter geht das Endothel des Peritonealraumes plötzlich in Flimmerepithel über.

Nachdem nun die gemeinsame Fortsetzung beider Canälchen unter Beibehaltung des Wimperepithels eine Strecke weit (Fig. 565, 1) an der Nierenoberfläche verlaufen ist, wandelt sich plötzlich das Epithel in grosse polygonale, wimperlose Zellen mit grossen, runden Kernen und trübem, körnchenhaltigem Protoplasma um, ganz wie sie von Heidenhain aus den entsprechenden Abschnitten der Froschniere abgebildet und beschrieben sind. Das Lumen wird gleichzeitig etwas weiter. Dieser zweite Abschnitt (Fig. 565, 2), der eine viel bedeutendere Länge erreicht als der vorige, senkt sich nun bald in die Tiefe, d. h. dorsalwärts, schlingt sich mehrfach hin und her, um sich dann in der Regel wieder der ventralen Nierenfläche zu nähern (Spengel). Nun erfolgt abermals ein Epithelwechsel und zwar ist der beginnende dritte Abschnitt (Fig. 565, 3) nur sehr kurz und, wie der erste, von Geisselzellen ausgekleidet. Der vierte Abschnitt (Fig. 565, 4) hat wieder ein weiteres Lumen und ein ziemlich kleinzelliges, wimperloses Epithel; er entspricht demjenigen Abschnitt der Harncanälchen der Frösche, in welchem Heidenhain die Stäbchenstructur der Zellen nachgewiesen hat. Ob letztere auch bei Gymnophionen und Urodelen existirt, müssen weitere Untersuchungen lehren.

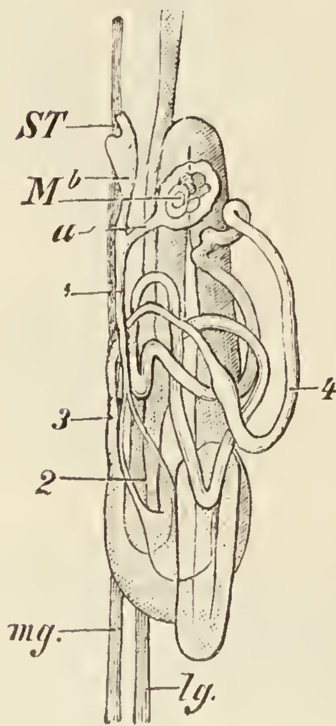


Fig. 565. Ein Segment aus der Niere einer Larve von Siphonops sp.? Nach J. W. Spengel.

ST Segmentaltrichter mit canalartiger Verlängerung (*b*), *M* Malpighi'sches Körperchen, *a* Sein Verbindungscanal mit dem ersten Abschnitt (1) des Harncanälchens, 1, 2, 3, 4 Erster bis vierter Abschnitt des Harncanälchens, *mg* Müller'scher, *lg* Leydig'scher Gang.

Nachdem sich nun der vierte Abschnitt, wie der zweite, in weiten Schlingen auf- und abwärts, vor- und rückwärts gewunden hat, mündet er endlich in den Harnleiter ein. Letzterer beginnt bei beiden Geschlechtern im vordersten Nierensegment, d. h. er erscheint als unmittelbare Fortsetzung des betreffenden Sammelrohres. Von hier aus läuft er, zum grossen Theil von den Nierensegmenten, an deren Dorsalseite er liegt, bedeckt, unter allmäliger Dickenzunahme bis zur Cloake, wo er von seinem Gegenstück sowohl als von den Müller'schen Gängen wohl getrennt ausmündet (Fig. 564, 565, *lg*). Aus jedem Nierensegment nimmt er einen Gang auf, und was seine morphologische Bedeutung anbelangt, so entspricht er, wie bei allen Amphibien, einem secundären Urnierengang oder dem Leydig'schen Gang (Semper, Spengel)[1].

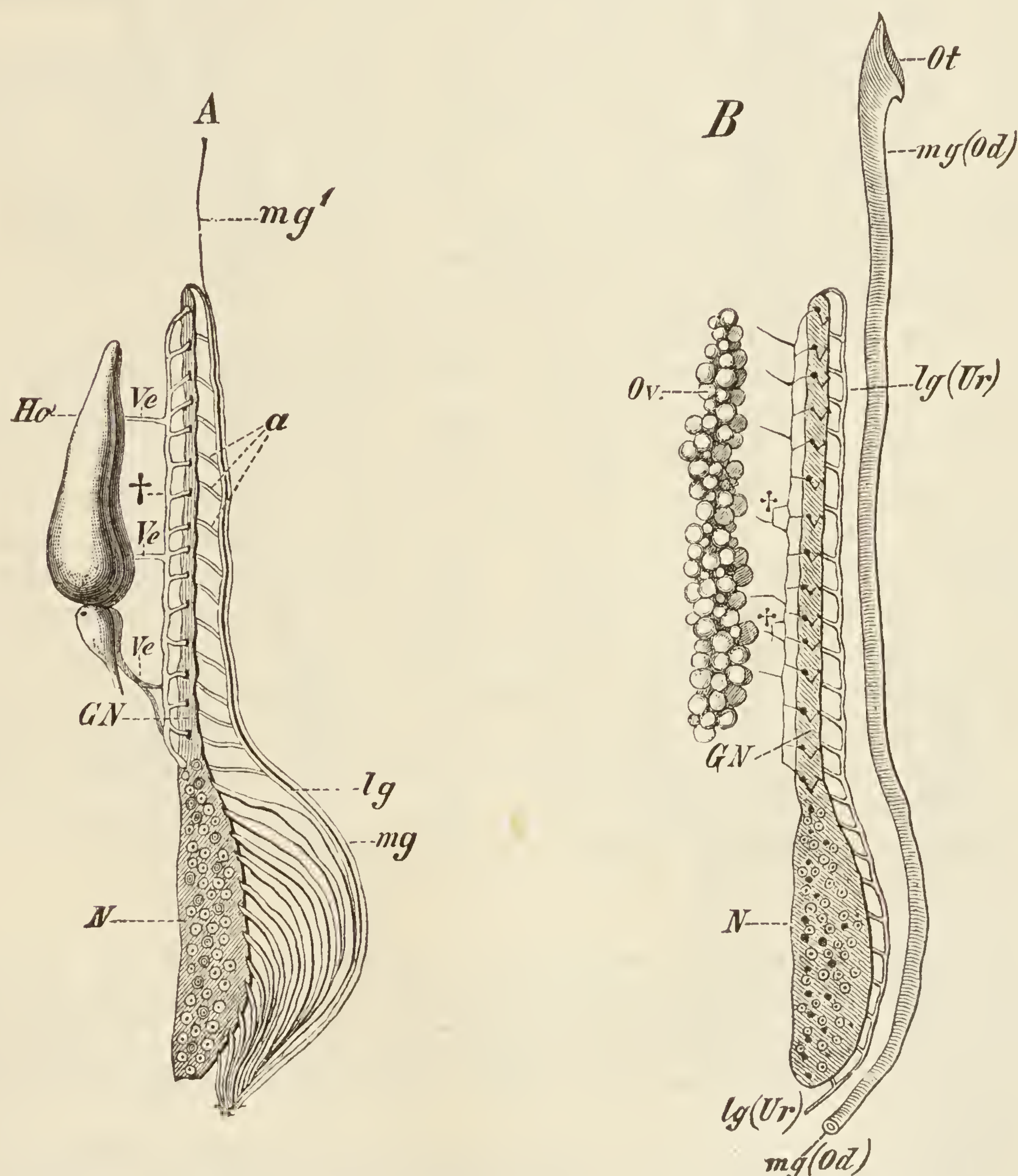


Fig. 566. Schema des Urogenitalsystems eines männlichen (*A*) und eines weiblichen (*B*) Urodelen, mit Zugrundelegung eines Präparates von Triton taeniatus. Nach J. W. Spengel.

Ho Hoden, *Ve Ve* Vasa efferentia desselben, welche sich in einem Sammelgang † vereinigen, *a* Ausführungsgänge der Harncanälchen, welche sich in den Leydig'schen Gang *lg lg* (Harnsamenleiter) einsenken; letzterer fungirt beim Weibchen (Fig. *B* bei *lg*) einzig und allein als Harnleiter (*Ur*). Das System der Vasa efferentia und ihres Sammelganges (*lg*) wird hier abortiv, *mg mg*[1] (*Od*) Müller'scher Gang, *Ot* Ostium desselben (Ostium tubae) beim Weibchen, *GN* Geschlechtsniere (Nebenhoden des Männchens), *N* Eigentliche oder sogenannte Beckenniere.

1) An der Stelle, wo die Ureteren in die Cloake einmünden, liegt bei Gymnophionen

Die Nieren der **Urodelen** (Fig. 566, *N*) liegen wie bei Gymnophionen vollkommen symmetrisch an der dorsalen Wand der Leibeshöhle, nur durch die Aorta und die unpaare Nierenvene von einander getrennt. Sie erstrecken sich über eine verschieden grosse Anzahl von Wirbeln, stets jedoch durch den grösseren Theil der Leibeshöhle, ohne indessen jemals, wie bei den Gymnophionen, diese ihrer ganzen Länge nach einzunehmen.

Stets lassen sich, wie ich schon in der entwicklungsgeschichtlichen Einleitung auseinandergesetzt habe, zwei Abschnitte an jeder Niere unterscheiden. Der hintere liegt seiner Hauptmasse nach im Becken, ohne aber nach vorne zu an die Grenzen desselben strenge gebunden zu sein. Diese **„Beckenniere“** oder der eigentliche **„Drüsentheil“** der Niere ist stets keulig aufgetrieben, nimmt fast die ganze Beckenhöhle ein und verjüngt sich nach vorne zu (Fig. 566, *N*).

Der vordere Abschnitt der Niere, den man als den **„Geschlechtstheil der Niere“**, oder schlechtweg als **„Geschlechtsniere“** bezeichnen kann, bildet der Beckenniere gegenüber einen verschwindend kleinen Theil des Organs (Fig. 566, *GN*). Gleichwohl übertrifft sie letztere an Länge, ist aber im Uebrigen schmal, bandförmig. An ihrem medialen Rand entspringt das Aufhängeband des Hodens und des Ovariums, das Mesorchium und Mesovarium[1]).

Der Harnleiter beginnt als Fortsetzung des vordersten Harncanälchens d. h. am Vorderende der Niere (Fig. 567, *sr, lg*), läuft dann lateralwärts und weiter nach hinten sogar ventralwärts von der Niere. In seinem vorderen Abschnitt liegt er dem lateralen Nierenrand äusserst enge an, weiter nach hinten aber, im Bereich der Beckenniere, wo die Sammelgänge länger werden, ist er von dem Organ leicht abhebbar und zugleich viel stärker geworden. Beim männlichen Geschlecht, wo er zugleich als Samenleiter fungirt, erreicht er eine viel stärkere Entwicklung, ist stark pigmentirt und schlängelt sich.

Die Hinterenden der beiden Harnleiter convergiren gegen die Mittelebene, münden aber jeder für sich, und auch beim Weibchen von den Müller'schen Gängen vollkommen getrennt, in die Cloake. Dabei liegen die Mündungen entweder auf einer Papilla urogenitalis oder in einer eingezogenen Bucht der Cloakenschleimhaut[2]).

---

eine mit zwei Zipfeln versehene Harnblase (vergl. Fig. 564, ***B***, *B* und 600, *A* und *B*). Der vordere Zipfel ist sehr lang, der hintere dagegen stellt eigentlich nur eine kleine warzige Prominenz dar; so wenigstens bei Siphonops annulatus und Epicrium. Bei Coecilia sind beide an ihren Enden keulenartig aufgetriebene Zipfel gleichmässig entwickelt. Stets ist die Blase durch ein kurzes, schmales Aufhängeband an die Bauchwand befestigt.

1) Während bei Menobranchus, Siren und Menopoma die Scheidung zwischen den beiden Nierenabschnitten nur eine sehr undeutliche ist, beobachtet man das andere Extrem bei Salamandrina perspicillata, wo es ausnahmsweise zu einer totalen Abspaltung derselben kommt (Wiedersheim).

Bei Amphiuma und Batrachoseps liegt die Beckenniere medianwärts von der Geschlechtsniere, also nicht in der geraden Rückwärtsverlängerung derselben. Bei den Spelerpesarten findet eine oftmals (unter gleichzeitiger, inniger Anlagerung an den Harnleiter) sehr erhebliche Reduction der Geschlechtsniere statt, so dass letztere oft schwer zu sehen ist. Uebrigens geht die Reduction im weiblichen Geschlecht stets weniger weit als im männlichen.

Während die Niere der Ichthyoden dorsal und ventral vom Bauchfell überzogen ist, ist dies bei allen andern Urodelen nur ventral der Fall.

2) Mit Ausnahme von Ellipsoglossa, wo die Urogenitalpapille von mehreren Oeffnungen durchbrochen ist, kommt überall jederseits nur eine gemeinsame Oeff-

Gegenüber den Harnleitermündungen liegt die Harnblase, die als eine Aussackung der ventralen Cloakenwand, d. h. als ein Homologon des intraabdominalen Anfangsstückes der Allantois der höheren Wirbelthiere aufzufassen und somit nicht mit der sogenannten „Harnblase“ gewisser Fische in Parallele gestellt werden darf.

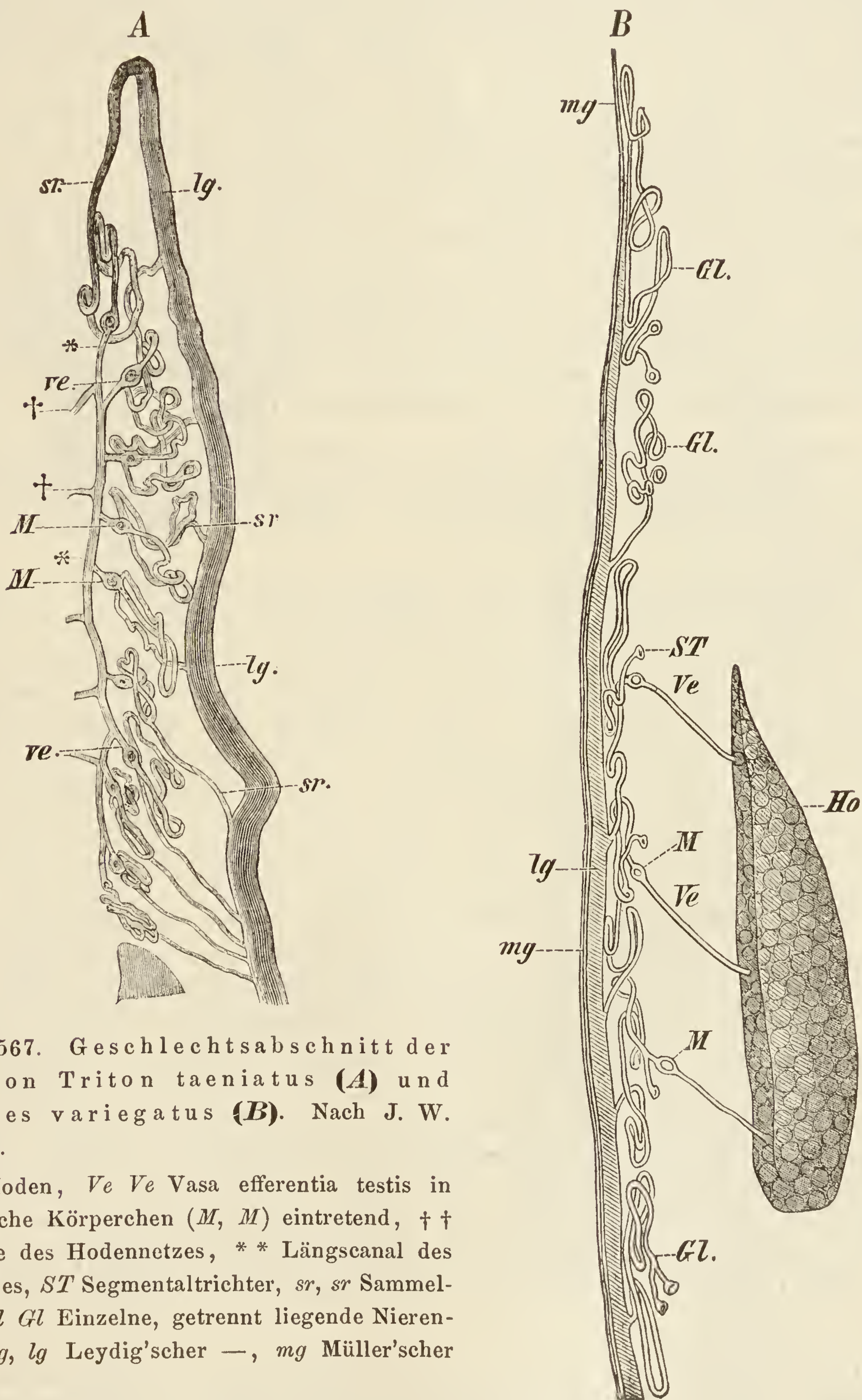


Fig. 567. Geschlechtsabschnitt der Niere von Triton taeniatus (*A*) und Spelerpes variegatus (*B*). Nach J. W. Spengel.

Ho Hoden, *Ve Ve* Vasa efferentia testis in Malpighi'sche Körperchen (*M*, *M*) eintretend, † † Quercanäle des Hodennetzes, * * Längscanal des Hodennetzes, *ST* Segmentaltrichter, *sr*, *sr* Sammelröhren, *Gl Gl* Einzelne, getrennt liegende Nierenknäuel, *lg*, *lg* Leydig'scher —, *mg* Müller'scher Gang.

---

nung für Harnleiter und Sammelröhren vor. Bei Männchen verbinden sich in der grossen Mehrheit der Fälle die Sammelröhren mit dem Harnleiter erst unmittelbar vor dessen Einmündung in die Cloake.

Bei Salamandra, Triton, Salamandrina und Spelerpes ist sie zweizipfelig und weist so auf ihre paarige Entstehung zurück; bei Gyrinophilus, Ellipsoglossa und Desmognathus sowie bei sämmtlichen Ichthyoden stellt sie im erwachsenen Zustande ein unpaares, einzipfeliges Gebilde dar.

Nie zeigt die Urodelen-Niere eine so deutliche Segmentirung, wie jene der Gymnophionen, allein der Unterschied ist nur ein scheinbarer, indem man sich bei genauerem Zusehen bald überzeugt, dass der Geschlechtsabschnitt der Tritonen- und Salamanderniere aus einer bei verschiedenen Arten verschieden grossen Anzahl von Knäueln besteht, deren Canal isolirt für sich verläuft, ohne eine Verbindung mit Canälen benachbarter Knäuel einzugehen (Fig. 567 **B**, *Gl Gl*).

Während nun diese Knäuel in der Geschlechtsniere stets nur einreihig angeordnet sind und während jeder Knäuel getrennt für sich in den Harnleiter führt, finden wir in der Beckenniere Nephrostom an Nephrostom und ebenso eine entsprechend grosse Anzahl Malpighi'scher Körperchen. Hier mündet jedoch nicht jedes Harncanälchen getrennt in den Harnleiter, sondern mehrere verbinden sich an ihrem letzten Abschnitt mit einander und münden mit gemeinsamem Gang.

Während bei manchen Haien und Rochen die Segmentaltrichter nur in embryonaler Zeit existiren und später obliteriren, persistiren sie bei allen untersuchten Urodelen in stärkster Entfaltung das ganze Leben [1]).

Die Zahl der Trichter und Malpighi'schen Körperchen [2]) entspricht bei Urodelen nur ausnahmsweise derjenigen der Wirbel; meist stellt sie, wie dies von Fürbringer auch schon für die Embryonen von Salamandra nachgewiesen worden ist, ein zwei-, drei- und vierfaches Multiplum der letzteren dar. Auch die Zahl der Sammelröhrchen bei beiden Geschlechtern ist inconstant. Bei den meisten Arten schwankt die Zahl der von der Beckenniere zur Cloake ziehenden Canäle zwischen 15 und 20. Beim Axolotl kommen 80—100 vor und sie stellen zusammen ein mächtiges Bündel dar. Im weiblichen Geschlecht sind die Sammelröhren der Beckenniere meistens weniger zahlreich (Spengel).

Bei den **Anuren** (Fig. 568) stellen die Nieren längliche, bald breitere, bald schmälere, meistens aber zugleich mehr oder weniger platte Körper dar, deren dorsale, vom Bauchfell nicht überzogene Fläche glatt ist, während die ventrale durch die eingelagerten Venae revehentes (Fig. 568, *Vr*) häufig gefurcht und gelappt erscheint. Nirgends ist von einer segmentalen Anlage der Anurenniere etwas zu bemerken. Was ihre Lage betrifft, so nehmen sie in der Regel die mittlere Rumpfgegend ein, erreichen also weder das Vorder- noch das Hinterende der Körperhöhle. In Folge dessen ziehen die Harnleiter (Fig. 568, *Ur*, *Ur* 1) bei weitaus der grösseren Mehrzahl der Anuren eine Strecke weit frei dahin, ehe sie die Cloake erreichen.

Die Geschlechtsdrüsen (*HO*) hängen am medialen Nierenrand

1) In der Beckenniere können sich zwei Trichter mit ihren Stielen vereinigen und gemeinsam mit dem Hals eines Malpighi'schen Körperchens in Verbindung treten. Es kommt aber auch das Gegentheil vor, dass nämlich der Stiel eines Trichters sich gabelt und mit zwei getrennten Malpighi'schen Körperchen sich verbindet.

2) Die grössten Malpighi'schen Körperchen besitzt Proteus, die kleinsten finden sich bei den männlichen Plethodon- und Spelerpes-Arten. In der Mitte stehen unsere Tritonen und Salamander (Spengel).

durch das Mesovarium und Mesorchium befestigt. Vorne daran liegen fingerförmig gelappte Fettkörper (*FK*).

Ausserordentlich zahlreiche (bis zu 250 und mehr) Nephrostomen finden sich auf der ventralen Nierenfläche, die dorsale ist ganz frei davon (Fig. 569). Sie zeigen sehr wechselnde Grössenverhältnisse. Drei bis vier Trichterstiele können eine gemeinsame Mündung besitzen oder ebenso viele Trichter öffnen sich in einen gemeinsamen Canal. Dieses bei den Urodelen als Ausnahme geltende Verhalten ist bei den Anuren zur Regel geworden.

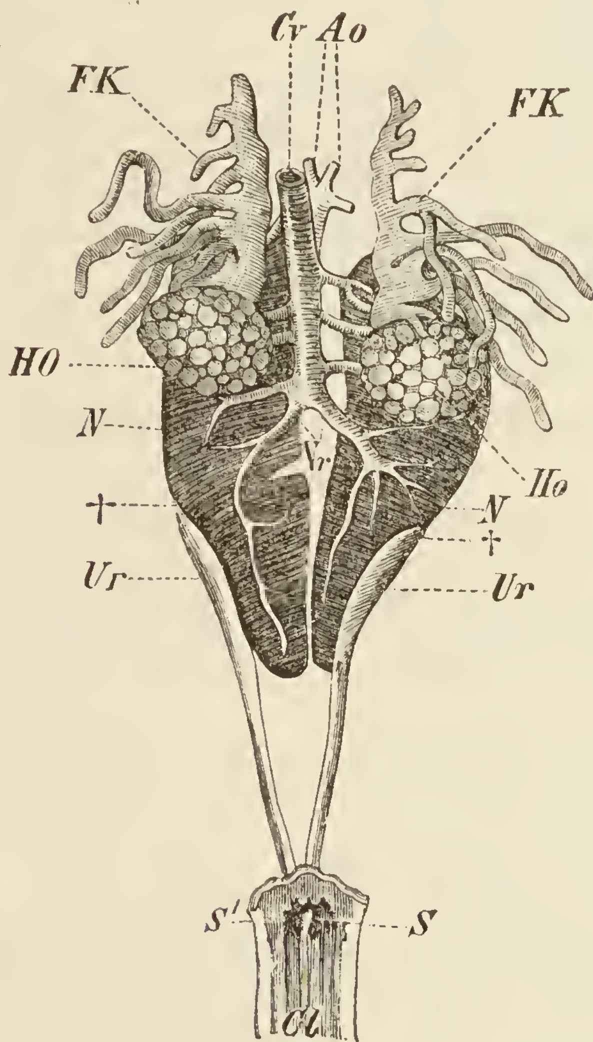


Fig. 568.

Fig. 568. Urogenitalapparat einer männlichen Rana esculenta.

N, *N* Nieren, *Ur*, *Ur* Ureteren (Leydig'sche Gänge), welche bei † am lateralen Nierenrand hervortreten, *S* S^1 Ihre Ausmündung in die Cloake (*Cl*), *H H* Hoden, *FK*, *FK* Fettkörper, *Cv* Vena cava inferior, *Ao* Aorta, *Vr* Venae revehentes des Nierenpfortaderkreislaufes.

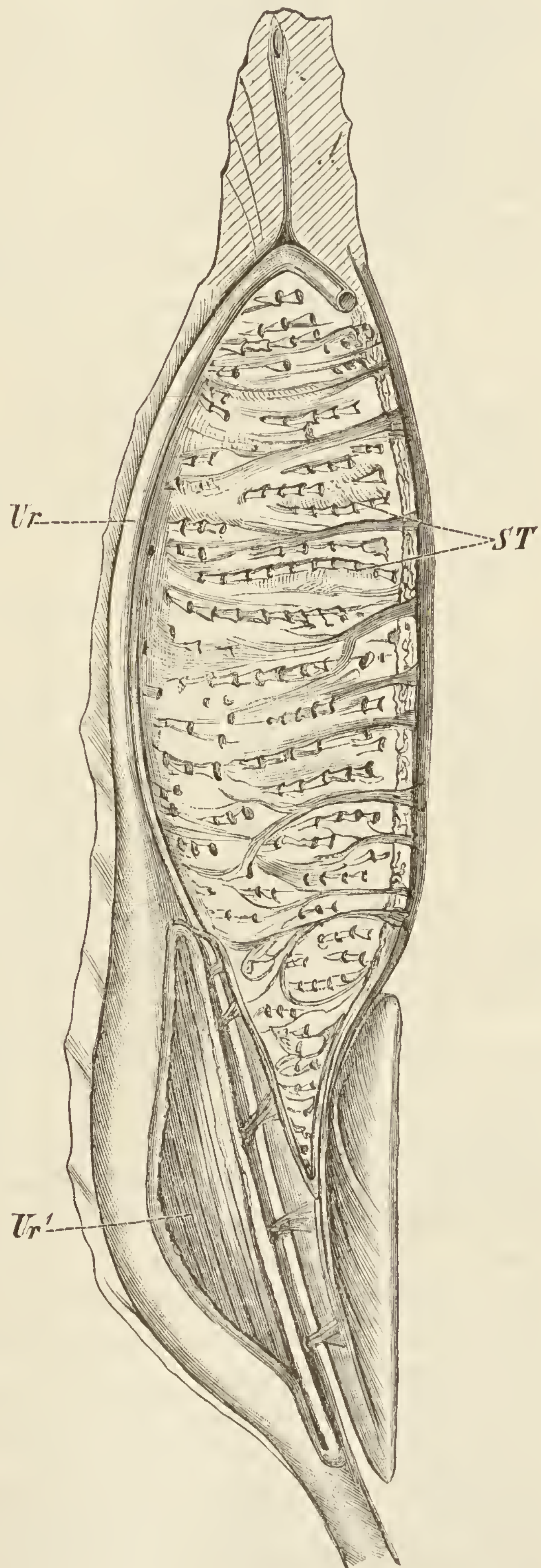


Fig. 569.

Fig. 569. Niere mit Nephrostomen eines männlichen Discoglossus pictus. Flächenansicht nach J. W. Spengel.

Man sieht auf der der Bauchhöhle zugekehrten, freien Fläche bei *ST* die Nephrostomen (Segmentaltrichter), *Ur* Ureter (Leydig'scher Gang), der sich bei Ur^1 zur sogenannten Samenblase erweitert.

In welchen Abschnitt der Harncanälchen die Trichterstiele einmünden, war lange Zeit Gegenstand der Controverse und erst in neuester Zeit wurde durch M. Nussbaum das Dunkel vollständig aufgehellt und Folgendes darüber festgestellt.

Im Larvenstadium der anuren Batrachier existirt eine gewisse Periode, in welcher die Wimpertrichter, wie dies bei Urodelen das ganze Leben hindurch die Regel bildet, mit dem ersten Abschnitt, d. h. mit dem Hals der Harncanälchen in continuirlichem Zusammenhange stehen. Im Laufe der Entwickelung jedoch werden bei den Anuren die Wimpertrichter vom Hals der Harncanälchen abgedrängt und treten in Verbindung mit den den vierten Abschnitt der Harncanälchen in lang gezogenen Maschen umspinnenden Portalvenen.

Durch diese Thatsache stellt sich nun die Bauchhöhle der Anuren als ein Lymphraum heraus, wie bei den höheren Wirbelthieren. Zur Zeit der functionirenden Vorniere aber und während des Zusammenhanges der Wimpertrichter mit dem Hals der Urnierencanälchen ist die Bauchhöhle, wie bei den erwachsenen Urodelen, ein Excretionsapparat, da die in ihr enthaltene Flüssigkeit durch die Wolff'schen Gänge, die späteren Ureteren, nach aussen abgeführt wird.

„Es vollzieht sich demgemäss — bemerkt Nussbaum weiterhin — im Laufe der Entwickelung bei den anuren Batrachiern ein gewaltiger Functionswechsel der Bauchhöhle, ein Fortschritt von einer weniger vortheilhaften zu einer besseren Einrichtung, da das vorher für den Organismus verloren gehende, flüssige und sicher lymphähnliche Transsudat der Bauchhöhle späterhin nach Art der übrigen Lymphe dem Blutgefässsystem wieder zugeführt wird.

Aehnliche Unterschiede finden sich bei Würmern, wenn man bedenkt, dass bei vielen dieser Thiere die Schleifencanäle mit offenen Trichtern in die Leibeshöhle hineinragen, bei anderen dagegen nach innen blind geschlossene, auf der äusseren Haut mündende Schläuche darstellen. Die letztere Einrichtung führt in die Excretionsorgane nur diejenigen Stoffe hinein, welche von den Zellen ausgewählt werden, während der offene Trichter mechanisch durch seine Wimperung noch den ganzen flüssigen Inhalt der Bauchhöhle hineintreibt".

Die Harncanälchen brauche ich nicht mehr speciell zu beschreiben, da sie mit denjenigen der Urodelen principiell übereinstimmen; eines Punktes aber muss ich noch Erwähnung thun.

Die am meisten dorsal gelagerten Harncanälchen zeigen da und dort eine bald schwächer, bald gesättigter auftretende, goldgelbe, manchmal auch braungelbe Färbung und heben sich dadurch scharf von ihrer Umgebung ab. Die Farbe beruht auf der Einlagerung einestheils diffusen, anderntheils in Körnchen auftretenden Farbstoffes in den Cylinderzellen der betreffenden Canalstrecke. Der Fuss der Zelle, sowie ihr in das Canallumen schauender, freier Rand wird von jenem Farbstoff in der Regel frei gelassen. Die Frage nach der chemischen Natur des Pigmentes und des Stoffes, an welchen dasselbe gebunden ist, ist vorderhand nicht zu beantworten (Solger).

Jene pigmentirten Harncanälchen, die „zweiten Abschnitte" der Harncanälchen Heidenhain's, sind es auch, die nach Nussbaum die Ausscheidung des durch das Gefässsystem dem Frosche einverleibten indigschwefelsauren Natrons ausschliesslich übernehmen. Es stimmt diese Erfahrung vortrefflich zu der Thatsache, dass der Organismus sich derselben Strecke des Excretionsorgans bedient, um unter normalen Verhältnissen

physiologischer Pigmente sich zu entledigen. Auch die Erfahrungen an Säugethieren, die Möbius und Ponfick hinsichtlich der Ausscheidung des Gallen- und Blutfarbstoffes gewannen, stehen damit in Einklang. Auch hier passiren die Farbstoffe das Epithel der gewundenen Canälchen, die dem zweiten Abschnitt der Harncanälchen des Frosches entsprechen (Solger).

Der Harnleiter ist bei Anuren in der Regel in das vordere Nierenende eingebettet, dann aber läuft er am lateralen Nierenrand nach hinten, wird frei (Fig. 570, bei †) und zieht mit seinem Gegenstück convergirend, zur Cloake. Hier legen sich beide aufs Engste aneinander, ohne dass es übrigens zu einer Vereinigung der Lumina käme (Fig. 570). Auch von den Oviducten bleiben sie ganz getrennt[1]).

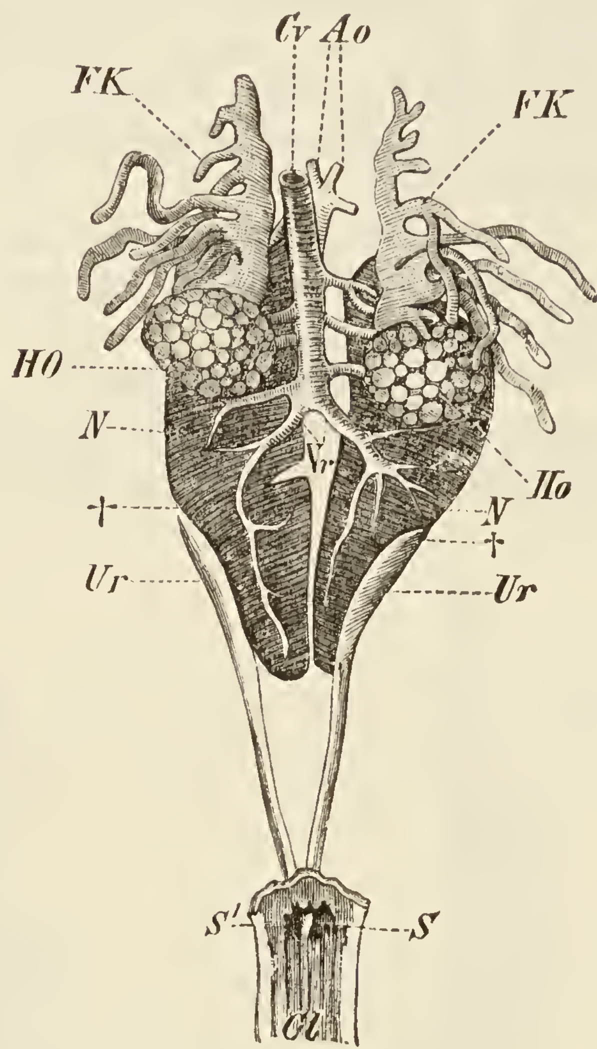


Fig. 570. Urogenitalapparat einer männlichen Rana esculenta.
N, *N* Nieren, *Ur*, *Ur* Ureteren (Leydig'sche Gänge), welche bei † am lateralen Nierenrand hervortreten, *S* S^1 Ihre Ausmündung in die Cloake (*Cl*), *H H* Hoden, *FK FK* Fettkörper, *Cv* Vena cava inferior, *Ao* Aorta, *Vr* Venae revehentes des Nierenpfortaderkreislaufes.

Der hinter der Niere frei werdende Abschnitt des Harnleiters ist bei vielen männlichen Anuren flaschenartig erweitert, so am stärksten bei Discoglossus pictus (Fig. 569, Ur^1). Hier beginnt übrigens die Erweiterung schon in der Mitte des lateralen Nierenrandes, so dass die hinteren Sammelröhren in sie einmünden.

Diese Erweiterungen dienen als Reservoire für den Samen zur Begattungszeit und denselben Zweck erfüllen die unter dem Namen der „Samenblase" bekannten, verästelten Drüsenschläuche von Rana temporaria.

Alle diese accessorischen Apparate sind ausser der Brunstzeit sehr rückgebildet.

Die Harnblase der Anuren, welche wie diejenige der Urodelen häufig (immer?) durch eine auf ihrem Scheitel befindliche Einkerbung in zwei Lappen getheilt wird, ist stets von ansehnlicher Grösse und sehr reich an Nerven und Blutgefässen.

REPTILIEN.

Hier, so gut wie bei allen übrigen Amnioten, bietet das Harnsystem viel einfachere Verhältnisse dar, als bei Amphibien. Es beruht dies

1) Bei beiden Geschlechtern der Unke setzt sich der intensiv weisse Harnleiter über das vordere Nierenende hinaus fort und ist bis zu seinem blinden Ende von Flimmerzellen ausgekleidet. Ein Seitenzweig dieses Canales umgreift die vordere Cirumferenz der Niere bis zu ihrem medialen Rand herüber (Fig. 591 A) und geht Verbindungen mit dem später zu schildernden Hodennetz ein (Spengel).

darauf, dass die Urniere, soweit sie im postembryonalen Zustand persistirt, wie früher schon gezeigt wurde, sich gänzlich vom excretorischen Apparat emancipirt, während eine neue Niere (**Metanephros**, Balfour) die Rolle des excretorischen Apparates übernimmt.

Nie erreicht letztere die Ausdehnung der bekanntlich oft durch die ganze Leibeshöhle hin erstreckten Urniere, sondern sie beschränkt sich immer nur auf einen verhältnissmässig kleinen Abschnitt derselben. Sehr häufig treffen wir sie weit nach hinten in die Beckengegend gerückt, oder liegt sie etwas mehr nach vorne, gegen die mittlere Rumpfgegend zu.

Ersteres gilt für die meisten Reptilien und für die Vögel und wir beginnen nun unsere Betrachtungen mit der Niere der **Saurier** (Fig. 571, **A**, **B**).

Beide Hälften liegen bei Lacerta ganz symmetrisch enge neben einander und stellen zusammen ein sehr kleines Organ dar. Man unterscheidet einen vorderen, dickeren und einen hinteren, spitz ausgezogenen



Fig. 571. ***A*** Weiblicher Urogenitalapparat von Lacerta muralis; ***B*** Harnapparat von Monitor indicus. Die rechte Niere in natürlicher Lage, die linke um ihre Längsaxe lateralwärts gedreht, so dass der Ureter und die Sammelgänge sichtbar werden. Die Harnblase ist nicht gezeichnet.

N, *N* Niere, *Ur* Ureter, Ur^1 Ausmündung desselben in die Cloake *Cl*, Ur^2 Sein Verlauf innerhalb der Niere von Monitor, *SG* Sammelgänge der Niere, *B* Harnblase, B^1 Ihr Hals (aufgeschlitzt), *R* Rectum, R^1 Seine Einmündung in die Cloake, *Ov* Ovarium, † Rest der Urniere, *Od* Oviducte, welche bei Od^1 in die Cloake münden, *Ot* Ostium tubae.

Abschnitt, der sich sogar noch über das Becken hinaus und in die Schwanzwurzel hineinerstreckt, wobei er dorsalwärts von der Cloake zu liegen kommt. Das ganze Organ ist compact und nur an seinem lateralen und etwas ventralwärts schauenden Rand mässig gelappt; der mediale (dorsale) Rand ist fast ganz gerade. Die Hinterenden fliessen von beiden Seiten in der Mittellinie zu einer Masse zusammen.

Die Lappenbildung kann bei andern Sauriern, wie z. B. bei Monitor indicus viel bedeutender sein (Fig. 571, **B**, *N*). So zerfällt sie bei dem letztgenannten Thier in eine grössere Anzahl von Stücken, die nach vorne zu ganz regellos gelagert sind, während in den hinteren zwei Drittheilen eine gewisse Gesetzmässigkeit in der Zerklüftung nicht zu verkennen ist. Es handelt sich hier um eine geldrollenartige Schichtung des, wie ein Füllhorn aussehenden Organs, der Art, dass die einzelnen Portionen in ganz regelmässiger Weise von vorne nach hinten an Grösse abnehmen (Fig. 571, **B**, *N*).

Dies gilt jedoch nur für die laterale Circumferenz und wohl auch noch für den ventralen Nierenrand, nicht aber für die mediale Fläche, welche compacter und für die Aufnahme des Ureters schwach ausgehöhlt erscheint (Fig. 571, N^1, Ur^2).

Da die Nieren der Monitoren etwas weiter nach vorne im Becken liegen als bei den Lacertiliern, so laufen hier die Ureteren frei durch den Leibesraum, bis sie sich in das hinterste Ende des Wolff'schen Ganges und mittelst dieses in die dorsale Wand des Sinus urogenitalis einsenken (Fig. 571, **B**, Ur^1).

Bei Lacerta sind sie viel kürzer, hier wie dort sieht man aber deutlich, wie sie aus der Niere Sammelgänge (*SG*) aufnehmen und wie sie durch die ganze Längsaxe des Organs sich hinerstrecken. Ihre Enden münden stets getrennt, nie findet ein Zusammenfluss statt und dies gilt in gleicher Weise für alle übrigen Reptilien.

Der Besitz einer grossen, mit einem schlanken Hals aus der ventralen Cloakenwand entspringenden Harnblase ist charakteristisch für alle Saurier; bei Lacerta (Fig. 571, **A**, BB^1) reicht sie mit ihrem Scheitel bis zu den Ovarien nach vorne und ist nur auf ihrer dorsalen Fläche vom Bauchfell überzogen.

Der Harn stellt einen weissen Brei dar und besteht aus rundlichen, radiär gestreiften Harnsteinchen, wovon die kleinsten eine Molecularbewegung zeigen (Leydig).

Einen Uebergang zu den Nieren der Schlangen trifft man bei den Blindschleichen; hier sind die Organe nicht nur viel länger, sondern auch viel reicher gelappt. Die Harnblase ist grösser als bei Eidechsen (vergl. Fig. 583, *N*, *B*).

Wie eben schon angedeutet, sind die Nieren der **Ophidier** viel länger, bandförmiger, als diejenigen der Saurier und dabei stärker von der ventralen und lateralen Seite her gelappt, ja die einzelnen Lappen sind hie und da gänzlich von einander abgespalten und nur durch den Ureter und die Sammelgänge mit einander verbunden. (Fig. 572, *N*).

Das vordere und hintere Nierenende ist stets mehr oder weniger zugespitzt und zwischen Rechts und Links besteht, was die Form betrifft, durchaus nicht immer ein symmetrisches Verhalten. (Vergl. Fig. 572, *N*). Auch liegen die beiden Nieren nie neben-, sondern stets etwas hintereinander, wobei die rechte immer weiter vorne getroffen wird, als die linke.

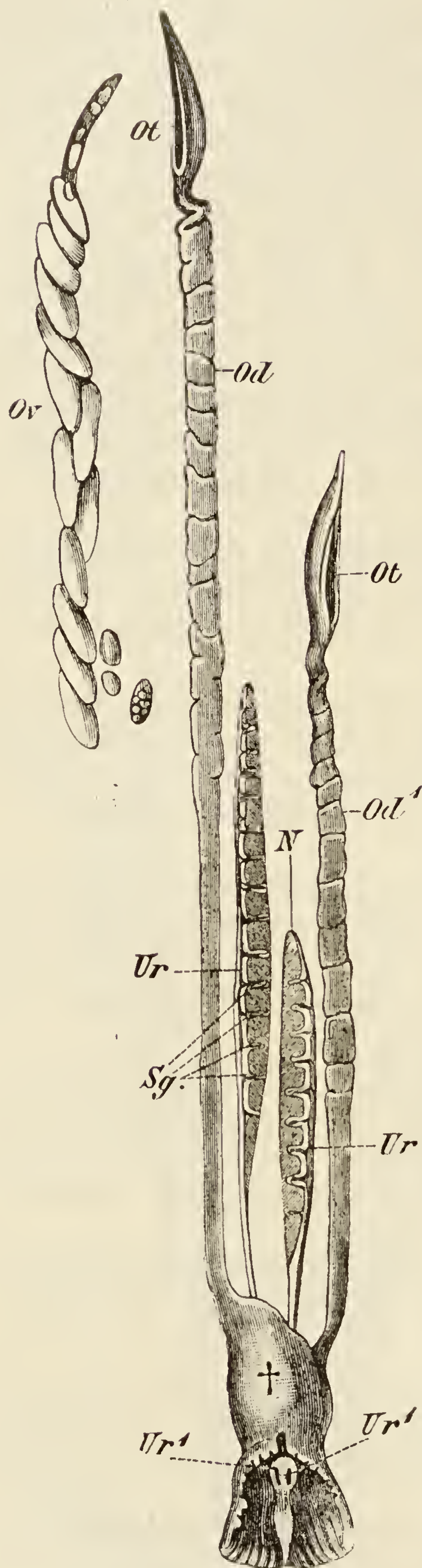


Fig. 572.

Nie sind sie so weit nach hinten gerückt, wie bei Sauriern und in Folge dessen verlaufen die Ureteren eine grössere Strecke frei in der Leibeshöhle, bis sie auf einer Papille des Urogenitalsinus ausmünden (*Ur*[1], *Ur*[1]). Im Bereich der Niere selbst liegen sie in der Regel an deren lateralem Rand und nehmen dabei von Stelle zu Stelle Sammelgänge (*SG*) auf, welche aus den Einschnitten zwischen den einzelnen Läppchen hervorkommen[1]). Eine Harnblase fehlt den Ophidiern.

Eine viel gedrungenere, klumpigere, häufig dreiseitige Gestalt besitzen die Nieren der **Chelonier**, welche sehr weit nach hinten gegen die Cloake hin liegen und dem entsprechend einen nur sehr kurzen Harnleiter entsenden. Letzterer ist, wie bei Monitoren, der medialen (ventralen) Nierenfläche innig angewachsen, ist aber durch die ganze Längsaxe des Organs deutlich verfolgbar und nimmt von beiden Seiten her Sammelgänge auf.

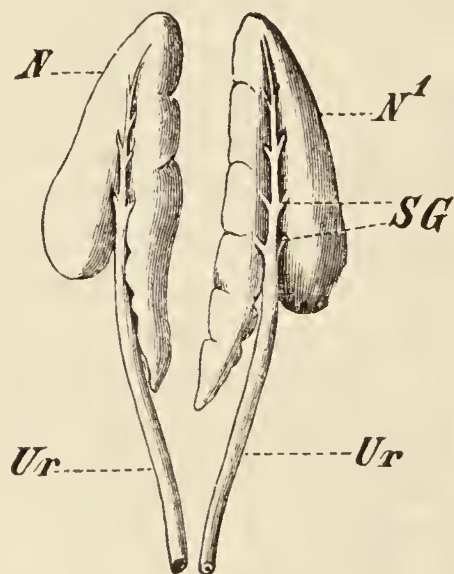


Fig. 573.

Fig. 573. Harnapparat eines jungen Alligator's.

N Rechte und *N*[1] linke Niere, *SG* Sammelgänge der Niere, welche sich in den Ureter *Ur* einsenken.

Fig. 572. Weiblicher Urogenitalapparat von Coluber viridiflavus. *N* Niere der linken Seite. Sie ist wesentlich kürzer als die der rechten Seite, welche auf der Figur nicht besonders bezeichnet ist. *Ur* Ureteren, welche bei *Ur*[1] *Ur*[1] auf einer Papille in die Cloake einmünden. *Sg* Sammelgänge der Niere, *Ov* Ovarium, *Od* Rechter, *Od*[1] linker Oviduct. Beide confluiren zu einem blasigen Hohlraum †, der eine Ausbuchtung der Cloake darstellt, *Ot* Ostium tubae.

---

1) Hier, wie bei den Sauriern ist darauf zu achten, dass man das Venensystem der Niere bei der Präparation von demjenigen der Ausführungsgänge genau unterscheidet, was übrigens keinen Schwierigkeiten unterliegt.

In der Regel verjüngt sich das hintere Nierenende etwas und hier ist auch die Lappung häufig deutlicher ausgesprochen, als im vorderen Nierenbezirk, doch kann auch letzterer in der verschiedensten Richtung gefurcht und zerklüftet sein. Meistens liegen die einzelnen Läppchen enge bei einander, nur bei Trionyx und den Cheloniern tritt der höckerige Bau mehr in den Vordergrund.

Allen Schildkröten kommt eine grosse Harnblase zu, die häufig am Scheitel in zwei Hörner gespalten ist.

Die Nieren der Crocodilier (Fig. 573) haben eine längliche Gestalt, eine convexe, dorsale und eine flache, ventrale Fläche.

Nach vorne wie nach hinten zu verjüngen sie sich und besitzen einen eingekerbten medialen, sowie einen glatten, lateralen Rand. Letzterer biegt unter Erzeugung einer starken Krümmung gegen den Ureter um und indem dieser in einer Furche auf der ventralen Nierenfläche, in der Längsaxe des Organs, verläuft, zerfällt dieses in eine kürzere Aussen und eine etwas längere Innenhälfte (Fig. 573, *N*, N^1). Die Organe erwachsener Thiere besitzen eine unebenere, von viel zahlreicheren Furchen durchzogene Oberfläche, als dies bei jungen Exemplaren der Fall ist.

Die Ureteren laufen vom hinteren Nierenende an noch ein ziemliches Stück frei durch die Leibeshöhle, ehe sie ausmünden.

Eine Harnblase fehlt den Crocodiliern.

VÖGEL.

Ganz ähnlich wie bei den Reptilien liegen auch hier die Nieren im Bereich des Beckens, dessen Unebenheiten sie mit ihrer dorsalen Fläche rechts und links von der Wirbelsäule so genau erfüllen, dass sie wie hineingegossen erscheinen (Fig. 574). Nie reichen sie so weit caudalwärts, wie uns dies bei manchen Reptilien begegnete, und stets stellen sie stattliche, mannigfach gelappte Organe dar. Man kann grössere, durch tief sich einwühlende Venen (*V*, *V*) entstandene Lappen und kleinere, nur durch seichte Furchen von einander getrennte Läppchen unterscheiden.

Dies gilt z. B. für Ardea cinerea (Fig. 574); bei Fulicra atra aber schneiden die Furchen schon tiefer ein, ganz ähnlich, wie wir dies in der Foetalzeit bei vielen Säugethieren beobachten, nur dass hier die Lappen grösser sind.

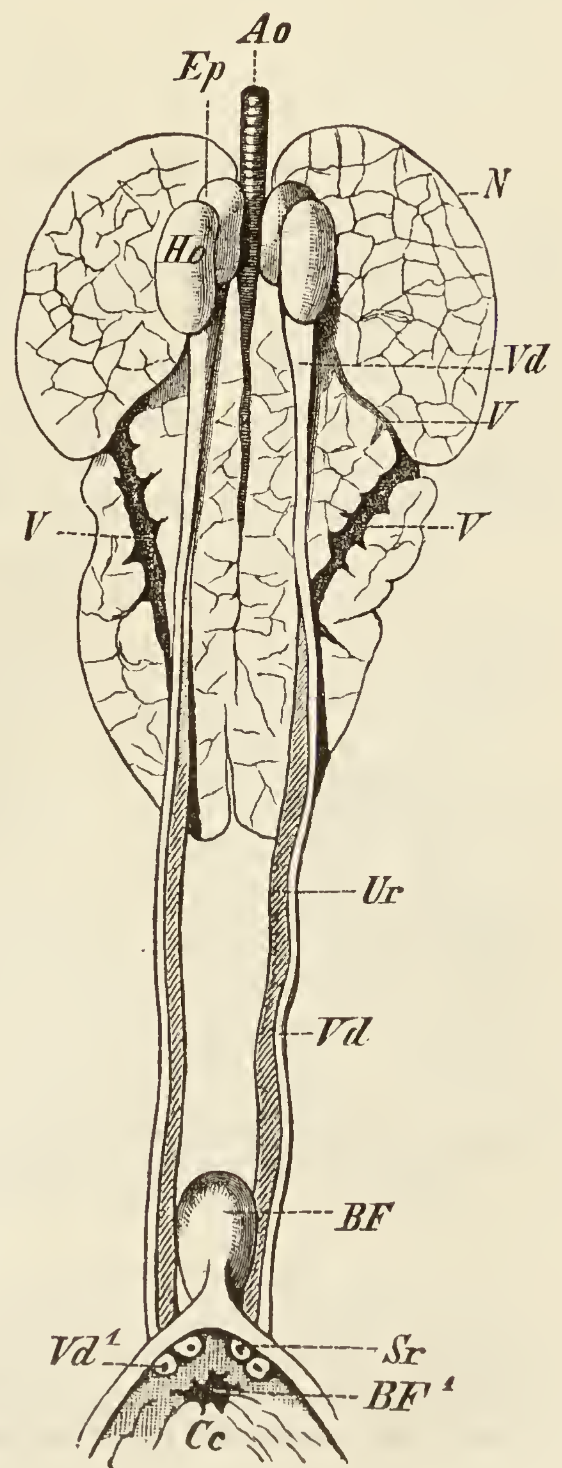


Fig. 574. Männlicher Urogenitalapparat von Ardea cinerea.
N Niere, *Ur* Ureter, der bei *Sr* in die Cl. (*Cc*) mündet. Letztere ist aufgeschnitten. *Ho* Hoden, *Ep* Nebenhoden (Epididymis), *Vd* Vas deferens, welches bei Vd^1 auf einer Papille in die Cloake mündet, *BF* Bursa Fabricii, welche bei BF^1 ebenfalls in die Cloake mündet. *V V* Durch Venen erzeugte Furchen auf der ventralen Nierenfläche. *Ao* Aorta.

Die ventrale Nierenfläche ist stets durch den Druck der Eingeweide mehr oder weniger abgeplattet und häufig auch gegen die Mittellinie zu etwas eingesunken.

Bald ist der vordere, bald der hintere Abschnitt der Niere breiter, doch scheint ersteres häufiger vorzukommen, als letzteres, und zwar bemerkt man dann in der Regel rechter- wie linkerseits einen dicken, grossen, vom übrigen Organ theilweise abgespaltenen Lappen (Fig. 574, *N*), der von einem glatten Vorder- und Aussenrand begrenzt wird. Die hintere, schmälere Partie der Nieren, welche häufig von beiden Seiten her ganz oder theilweise in der Mittellinie zu einer einzigen Masse zusammenwächst (vergl. die Lacertilier)[1]), hat so unregelmässig gelappte Seitenränder, und erscheint durch die Venenfurchen oft so zerrissen, dass hierin kaum eine Vogelfamilie mit der anderen übereinstimmt.

Der stets sehr starke, weisse Ureter (Fig. 574, *Ur*) liegt auf der ventralen Nierenfläche, taucht aber hie und da erst hinter der Mitte des Organs aus der Substanz empor und läuft dann ganz gestreckt und vom hinteren Nierenende an noch eine Strecke frei liegend, zum Sinus urogenitalis, wo er, von dem der andern Seite durch einen ziemlichen Intervall getrennt, auf einer niederen Schleimhautpapille ausmündet. Lateralwärts davon mündet das Vas deferens resp. der Eileiter (Fig. 574, *Ur'*, *Vd*[1]). Eine Harnblase fehlt den Vögeln.

SÄUGER.

Hier stellen die Nieren im Verhältniss zum ganzen übrigen Körper keine grossen Organe vor und liegen, wie überall, an der dorsalen Wand der Leibeshöhle, unterhalb des Zwerchfells, rechts und links von der Wirbelsäule. Sie ruhen auf dem M. quadratus lumborum oder auch noch auf den Rippen auf, und besitzen in der Mehrzahl der Fälle einen convexen Aussen- und einen concaven Innenrand, welch letzteren man als Porta s. Hilus renalis bezeichnet, da an dieser Stelle Blutgefässe und Nerven ein- und der Ureter austreten.

Die embryonale Niere stellt, nach Differenzirung der Harncanälchen und Bildung der Malpighi'schen Körperchen, ein compactes, rundlich ovales, glattwandiges Organ dar, das sich aber bald (beim Menschen schon im zweiten Monat) in Läppchen sondert (Lobuli renales).

Die in der Zahl bei verschiedenen Thieren sehr schwankenden Harncanälchen jedes Lappens münden auf einer Papille (Papilla renalis) aus und an letztere schliesst sich der gemeinsame Ausführungsgang an. Letzterer umfasst mit seinem erweiterten Anfang die Nierenpapillen kelchartig, so dass man von Calyces renales[2]) spricht (Fig. 576, *Ca*). Indem nun diese Nierenkelche zu einem grösseren sinuösen Raum zusammentreten, entsteht daraus das sogenannte Nierenbecken (Pelvis renalis). Aus diesem (*Pe*) endlich entspringt mit anfangs trichterartiger Erweiterung der Ureter (*Ur*).

Dieser gelappte Nierencharacter kann sich nun das ganze Leben

---

1) Auch da, wo die Nieren nicht mit einander verwachsen sind, sind sie mit ihren medialen Rändern durch Bindegewebe und Gefässe aufs engste mit einander verkittet, so dass fast nie ein Spaltraum zwischen ihnen existirt.

2) Die Muskelhaut der Calyces geht auf die Papillen über, so dass man hier von einem „Ringmuskel" reden kann.

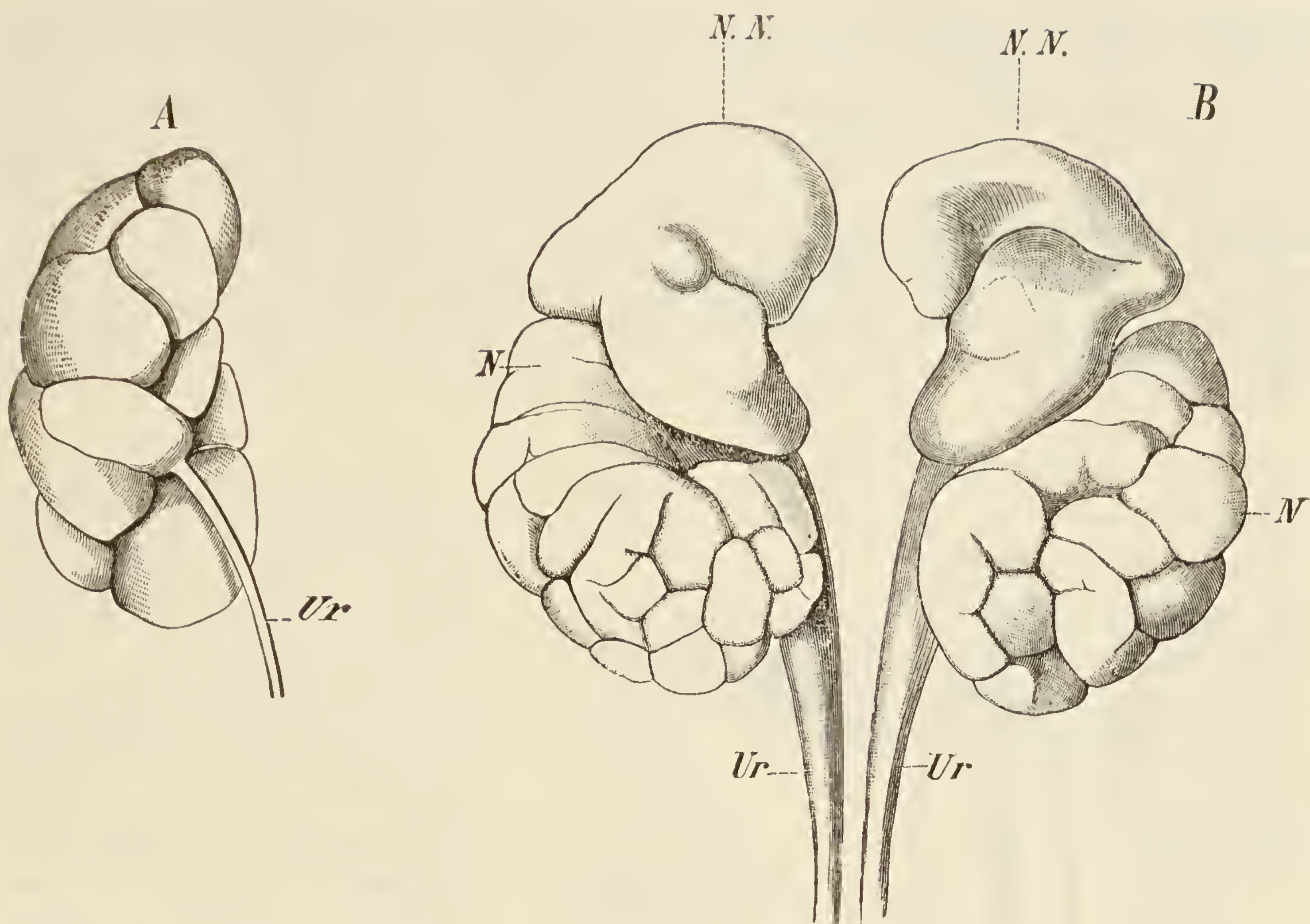


Fig. 575. *A* Rechte Niere vom Reh. *B* Beide Nieren und Nebennieren eines menschlichen Embryos. Beide stellen das Organ von der ventralen Seite dar.
N Nieren, in Lappen zerfallend, *Ur*, *Ur* Ureteren, *N.N* Nebennieren.

hindurch erhalten (Cetaceen, Pinnipedier, Ursus, Lutra u. a.) oder kommt es zu einem mehr oder weniger vollkommenen Zusammenfluss der Lappen, wodurch die Niere ein höckeriges, maulbeerartiges Aussehen erhält (Hyaena, Bos, Elephas u. a.) (Fig. 575, **A**)[1]).

Bei weitaus der grössten Mehrzahl der Säugethiere verwachsen die Lappen so vollkommen mit einander, dass die Niere entweder eine durchaus glatte Oberfläche gewinnt, oder dass sich die ehemalige Trennung nur noch durch unregelmässige, schwache Eindrücke documentirt.

Gleichwohl aber ist auch in diesem Fall die ursprüngliche Sonderung in Lappen noch auf dem Längs-Durchschnitt des Organs mehr oder weniger deutlich ausgeprägt. Man unterscheidet nämlich hier eine am frischen Präparat fein punktirte, hellrothe Aussenschicht (Substantia corticalis) und eine in radiärer Richtung gestreift erscheinende, in keil-

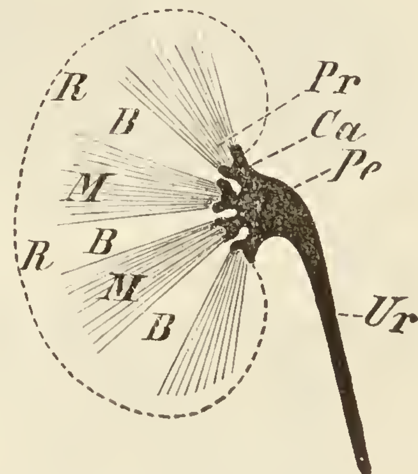


Fig. 576. Längsschnitt durch eine Säugethierniere. Schema.
R, *R* Rinden-, *M*, *M* Marksubstanz, zu den Pyramiden (*Pr*) angeordnet. Zwischen die letzteren setzt sich die Rindensubstanz in Form der Bertini'schen Säulen (*B*, *B*) hinein fort. *Ca* Calyces, *Pe* Pelvis, *Ur* Ureter.

---

1) Bezüglich der Lappen- resp. Pyramidenzahl herrschen die allergrössten Schwankungen, ja die Verschmelzung kann so weit gehen, dass sämmtliche Papillen in eine einzige zusammenfliessen (Monotremen, Marsupialier, Edentaten, Nagethiere, Chiropteren, manche Carnivoren, z. B. Hund und Katze).

förmigen Figuren angeordnete Innenschicht (Substantia medullaris). Jene Figuren bezeichnet man mit dem Namen der Pyramiden, und diese entsprechen den embryonalen Nierenlappen, doch ist dabei zu bemerken, dass mehrere Lappen zu einer Pyramide zusammfliessen können. Im Uebrigen aber, d. h. bezüglich der Nierenpapillen (Pyramidenspitzen), der Calyces und des Pelvis, welch letzteres frei, bald in der Nierensubstanz verborgen liegt, gilt auch jetzt noch das von uns oben aufgestellte Schema und man vergleiche hierüber Fig. 576 und 577.

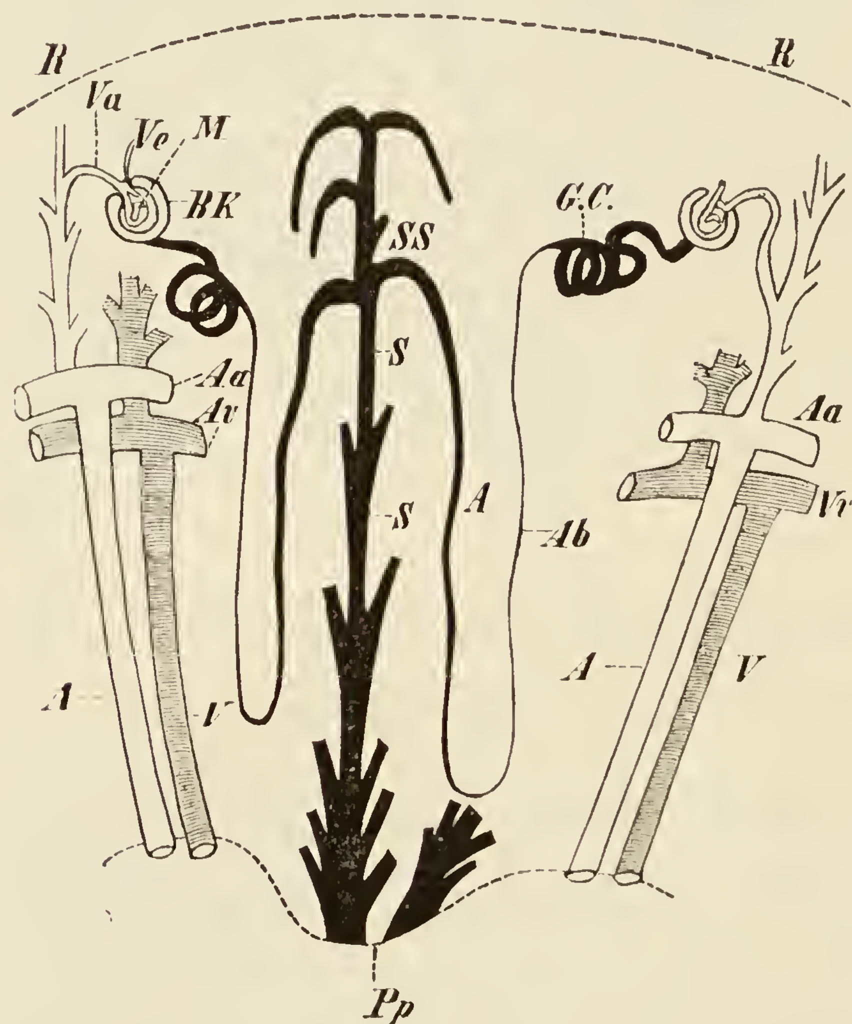


Fig. 577. Schematische Darstellung des Verlaufs der Harncanäle und der Gefässe in der Niere des Menschen.

R, *R* Rindenzone, *Pp* Nierenpapille, auf welcher die Sammelgänge *SS* ausmünden. In letztere senkt sich der stärkere (aufsteigende) Schenkel (*A*) der Henle'schen Schleife ein. *Ab* Absteigender Schenkel der Henle'schen Schleife. *G.C* Gewundene Harncanälchen. *BK* Bowman'sche Kapseln mit dem Malpighi'schen Körperchen (*M*). *Va* und *Ve* Vas afferens und efferens desselben. *A*, *V* Arteria und Vena renalis. *Aa*, *Av* Arcus arteriosus und venosus (durchschnitten).

Was die Rindensubstanz anbelangt, so legt sie sich nicht nur mantelartig über die Basen sämmtlicher Pyramiden herüber, sondern setzt sich auch noch in Form der „Bertini'schen Säulen" zwischen die Pyramiden hinein fort (Fig. 576, *R*, *R*, *B*, *B*).

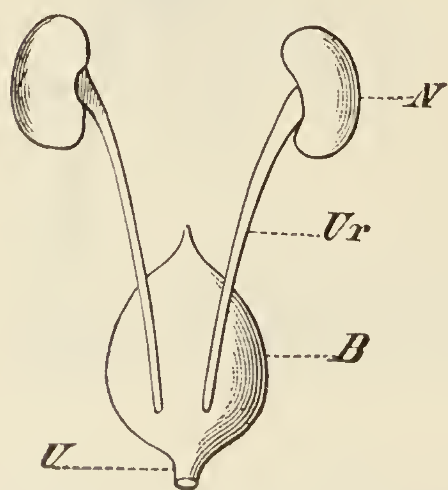


Fig. 568. Schematische Darstellung des gesammten Harnapparates eines Säugethieres.

N Nieren, *Ur* Ureter, *B* Blase, *U* Urethra.

In ihr liegen die Malpighi'schen Körperchen (Fig 577, *M*), die von Blutgefässen umstrickten, gewundenen (*G. C.*) und zum Theil auch die geraden Harncanälchen, doch kommen letztere vorzugsweise in die Pyramiden zu liegen, bilden dort die Sammelgänge (*SS*) und münden auf den Papillenspitzen (*Pp*) aus. Der austretende Harn wird von den Nierenkelchen aufgefangen, in das Nierenbecken und von hier durch den Ureter in die Blase geleitet und durch die Harnröhre (Urethra) ausgeführt (Figur

578)[1]. Letztere ist bei weiblichen Thieren im Allgemeinen viel kürzer als bei männlichen (Fig. 559, G), wo sie mit dem äusseren Begattungsorgan, dem Penis, aufs engste verbunden und ähnlich wie dieser mit einem Schwellkörper versehen erscheint[2]) (vergl. das Capitel über die Begattungsorgane).

Bei allen Säugern laufen die Ureteren eine grössere Strecke weit frei durch die Bauchhöhle und senken sich dann in die nie fehlende Harnblase ein. Der Eintrittspunkt liegt stets auf der Hinterseite, bald — und dies ist das häufigere Verhalten — unten am Fundus, bald weiter nach aufwärts gegen den Scheitel zu. Die Blase liegt bald höher im Bauchraum, bald weiter abwärts im Becken.

Die Harnblase der Säugethiere geht aus dem hintersten Abschnitt des intraabdominalen Theiles der Allantois, d. h. aus deren Stiel, dem sogenanten Urachus hervor. Der weiter nach vorne gelegene Abschnitt des letzteren wandelt sich in das sogenannte Ligamentum vesicale medium um[3]). Die Harnblase unterliegt ausserordentlich zahlreichen Formschwankungen, doch können dieselben, ihrer nur secundären Bedeutung wegen, hier nicht näher berücksichtigt werden.

Geschlechtsorgane.

FISCHE.

Die **Ovarien** des **Amphioxus** liegen in genau segmentaler Anordnung gerade vor der Vereinigungsstelle der Rumpf- und Bauchmusculatur. Jeder Abschnitt stellt einen vom Peritoneum überzogenen Zellhaufen dar, der von einem Blutgefäss versorgt wird. In der Regel sind die auf die Mitte des Thieres fallenden Zellhaufen grösser, als die weiter nach vorne und hinten liegenden.

An Thieren von 17 mm Länge lässt sich noch nicht mit Sicherheit entscheiden, ob aus der so beschaffenen Keimdrüse ein Hoden oder ein Ovarium wird. Dieses indifferente Stadium wird erst bei Thieren von 19—20 cm Länge aufgegeben und dabei tritt in der gröberen Form der Drüsen zunächst kein grosser Unterschied auf; hier wie dort handelt es sich um einfache, längliche Säckchen mit deutlichem Lumen. Weiterhin nehmen letztere eine Hufeisenform an und endlich werden sie mehrfach gelappt, berühren einander und platten sich gegenseitig im Längendurchmesser ab. Diese gelappte Blase füllt sich nun beim Männchen mit Sperma, während beim Weibchen die wachsenden Eier

1) Bei Monotremen begegnen wir noch einem, uns von den niedrigeren Wirbelthieren her bekannten Verhalten, insofern sich hier die Ureteren noch nicht in die Blase einsenken, sondern in den obersten Abschnitt des Sinus urogenitalis einmünden (vergl. Fig. 597, *B*).

2) Die einzige Ausnahme von dieser Regel machen die Monotremen, worüber später Genaueres.

3) Ein Urachus oder Spuren eines solchen sind bei Marsupialiern nicht nachzuweisen, ebensowenig Arteriae umbilicales. Die Allantois wird hier als solche ganz in die Bauch- resp. Beckenhöhle aufgenommen, um mit dem fortschreitenden Wachsthum des Thieres absolut, aber nicht relativ an Grösse zunehmend, zeitlebens als Harnblase zu fungiren. So bleiben hier die Arterien der Allantois (Arteriae versicales superiores s. umbilicales) das ganz Leben hindurch in voller Ausdehnung wegsam. Zwischen den Harnblasen der Placentalia und Aplacentalia besteht somit nur eine incomplete Homologie (O. Katz).

solide Ausstülpungen der Blasenwand hervorbringen und schliesslich das Lumen derselben bis auf ein Minimum reduciren (Langerhans).

Vieles spricht dafür, dass sich diese Säckchen aus einer Peritoneal-einstülpung entwickelt haben.

Während nun bei den übrigen Wirbelthieren zwei gemeinsame Ausführungsgänge für alle Abschnitte der Hoden oder Eierstöcke existiren, mündet jedes Keimdrüsensegment des Amphioxus für sich in die Kiemenhöhle aus und dadurch besteht zwischen diesem und dem Genitalsystem der übrigen Vertebraten eine tiefe Kluft. Von der Kiemenhöhle gelangen die Geschlechtsproducte durch den Porus abdominalis nach aussen und in diesem Punkte stimmt der Amphioxus mit den Cyclostomen, mit den weiblichen Aalen, Salmoniden und unter den Selachiern mit Laemargus borealis überein.

Dieses Verhalten ist, wie die Entwicklungsgeschichte der übrigen Teleostier beweist, das primäre. Wir haben uns die Ovarien aller Fische ursprünglich als zwei rechts und links von der Wirbelsäule gelegene, am Peritoneum aufgehängte Lamellen vorzustellen, auf deren ganzer Oberfläche sich Eier erzeugten. Sie entleerten sich durch die Peritonealcanäle. Zum Zwecke einer gesicherten Hinleitung der Eier zu den Peritonealcanälen formirten sich Längsfurchen im Peritoneum und indem sich letztere zu Röhren abschlossen, entstanden die Sackovarien mit damit unmittelbar zusammenhängendem Ausführungsgang, wie sie die meisten Teleostier characterisiren (Mac Leod).

Was die Geschlechtsdrüsen der **Myxinoiden** (Fig. 579) anbelangt, so stellen sie ein langes, unpaares, an der dorsalen Darmseite durch ein Mesovarium resp. Mesorchium suspendirtes Organ dar. Mesovarium und Mesorchium gehen genau an jener Stelle des Darmrohres, beziehungsweise des visceralen Peritoneums ab, wo sich das Mesenterium inserirt. Das Ovarium besteht bei jüngeren Thieren aus zahlreichen grösseren und kleineren rundlichen Eiern, die meist haufenweise bei einander liegen und die sich fast durch die ganze Rumpfhöhle hindurch erstrecken und der Dorsalseite des Darmcanales fest angeheftet sind (Fig. 579, *EE, ee*).

Beim weiteren Wachsthum geht die kugelige Form der Eier in eine ellipsoidische über und zugleich wächst das Mesovarium in der Umgebung des Eies zu einem förmlichen Divertikel aus, so dass die in der Entwicklung vorgeschrittenen Eier allmälig in gestielte, taschenförmige Anhänge desselben zu liegen kommen (W. Müller).

Myxine legt ihre Eier in Schnüren ab und zwar wird die Aneinanderreihung durch einen dreiarmigen Ankerapparat vermittelt, in welchen die Hornfäden an jedem Eipol am Ende auslaufen. Dies erinnert an die Eier mancher Selachier; hier wie dort handelt es sich um Vorrichtungen, wodurch die Eier im Tang aufgehängt werden können. Die Männchen der Myxinoiden sind viel seltener als die Weibchen und wahrscheinlich auch etwas kleiner. Der Hoden hat, wie oben schon bemerkt, ganz die gleiche Lage und Ausdehnung wie das Ovarium. Nach W. Müller stellt er eine flache, gleichmässig grauweiss gefärbte, seicht gelappte Masse am freien Rand des Mesorchiums dar und besteht aus zahlreichen, rings geschlossenen Follikeln, die durch stärkere Bindegewebszüge in läppchenartige Gruppen gesondert werden.

Bei den **Petromyzonten** bildet der Hoden wie der Eierstock eine fast der ganzen Körperhöhle entlang sich erstreckende, unpaare Masse, welche zwischen der Niere und dem Darm in einer kurzen Bauchfellduplicatur aufgehängt ist. Letztere entspringt an der Ventralseite der Aorta abdominalis. Beide Geschlechtsdrüsen zerfallen durch tiefe, quer und schief gerichtete Einschnitte in schollenartig übereinander gelagerte Lappen, die beim Männchen eine ganz glatte, beim Weibchen dagegen eine körnige Oberfläche zeigen.

Im Gegensatz zu den Cyclostomen sind die Hoden und die Eierstöcke der übrigen Fische so überwiegend häufig paarige Organe, dass ein unpaares Vorkommen derselben hier nur sehr ausnahmsweise sicher constatirt ist. Dagegen findet sich da und dort eine ungleichmässige Entwicklung beider Hoden (Gasterosteus aculeatus, Osmerus eperlanus u. a.) und dasselbe gilt auch für die Eierstöcke, wovon der eine nicht nur rudimentär werden, sondern auch gänzlich schwinden kann, wie z. B. bei Ammodytes tobianus, Cobitis barbatula und Atherina hepsetus[1]). Kurz, Ovarien und Hoden der Teleostier stimmen sowohl nach Form und Lage, als auch bezüglich ihrer Ausführungsgänge fast vollkommen mit einander überein, jedoch muss man bezüglich ihres oft nur scheinbar unpaaren Characters sehr vorsichtig sein. Dabei ist allerdings zu bemerken, dass die Volum- und Lageschwankungen der Ovarien weit bedeutender sind, als diejenigen der Hoden.

Der Eierstock der **Teleostier** bildet, abgesehen von jenen, welche keine Tube besitzen (Aale, Salmoniden), einen vorne blind geschlossenen Schlauch, dessen Rückwärtsverlängerung die Tube ist. Er stellt entweder nur eine einfache Platte (Anguilla fluv.) oder ein System zahlreicher Blätter dar (Salmoniden); dabei trägt er nur auf einem schmalen Streifen Eier, oder bildet die Eierstockswand eine Duplicatur.

Der grösste Theil der Wand erzeugt Eier, die

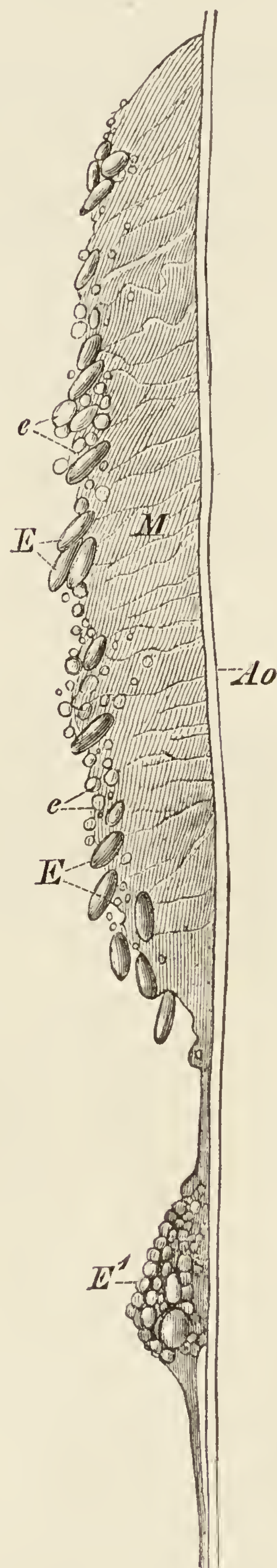


Fig. 579. Der Eierstock von Myxine glutinosa. *EE*, *ee* Grössere und kleinere Eier, am freien Rand des Mesovariums suspendirt. *E*[1] Weiter rückwärts liegende, isolirte Eiergruppe, *Ao* Aorta.

1) Bei der Gattung Girardinus, welche, wie dies auch noch bei andern Fischen, wie z. B. bei der Mehrzahl der Selachier, beobachtet wird, lebendige Junge zur Welt bringt, ist die Leibeshöhle des Weibchens viel länger als die des Männchens und das Ovarium fungirt zugleich als Uterus. Die reifen Eier lösen sich hier, entgegen der allgemeinen Regel, vor der Befruchtung von ihrer Bildungsstätte nicht los, so dass die durch den Ovarialcanal eindringenden Spermatozoën das Keim- und das Follikelepithel durchbohren müssen. Sie dringen also bis ins Eierstocksparenchym selbst hinein.

entweder, wie bei Büschelkiemern und Blennius viviparus in unregelmässigen Protuberanzen jener Wand entstehen, oder in deutlichen, entweder längs- oder querverlaufenden Lamellen, wie bei Serranusarten, Scomber scomber, Zeus faber, Gadus barbatus, Perca fluviatilis, Uranoscopus scaber, Clupea harengus u. a. (Brock).

Die Tuben, welche in einen unpaaren, in der Regel sehr kurzen, gemeinsamen Stamm zusammenfliessen, sind ungleich kürzer als die Vasa deferentia und zur Laichzeit oft kaum noch zu erkennen [1]). Ihre Mündung ist eine einfache Querspalte, deren Umgebung sich nur selten zu einer Papille erhebt und sich noch seltener zu einer Röhre verlängert, welche zum Absetzen der Eier dient („Legröhre") (Rhodeus amarus, Serranus hepatus) [2]).

Im Innern des Eierstockes muss man, wenn ein seitlicher Ovarialcanal vorhanden ist, zwei Epithelarten, das des Ovarial- resp. Tubarcanales und das die Eierstocklamellen bekleidende Keimepithel unterscheiden. Ersteres besitzt lange Flimmerhaare, das letztere nicht.

Handelt es sich um einen centralen Ovarialcanal, so ist nur ein auskleidendes, bald aus Cylinder-, bald aus Plattenzellen bestehendes Keimepithel vorhanden (Brock).

Bezüglich der feineren Details des Teleostiereierstockes verweise ich auf die Arbeit von Brock (s. Litteraturverzeichniss) [3]).

Die Hoden der **Teleostier**, welche alle nach einem und demselben einfachen Grundplan gebaut sind, stellen im Allgemeinen längliche, im Querschnitt runde, ovale bis dreiseitig prismatische Körper dar, welche dorsalwärts an die Nieren, ventralwärts an den Darmcanal stossen. Der Ausführungsgang mündet zwischen Rectum und Urethra in die Cloake, nachdem er sich kurz vorher mit seinem Gegenstück zu einem unpaaren Canal vereinigt hat. Nach den Untersuchungen von Brock finden sich in der Art und Weise der Verbindung der Vasa deferentia untereinander oder mit der Harnblase, der Harnröhre und dem Rectum zahlreiche Varianten. Spuren äusserer Begattungsorgane oder Anhangsgebilde, welche als Samenbläschen oder Prostata bezeichnet werden, sind,

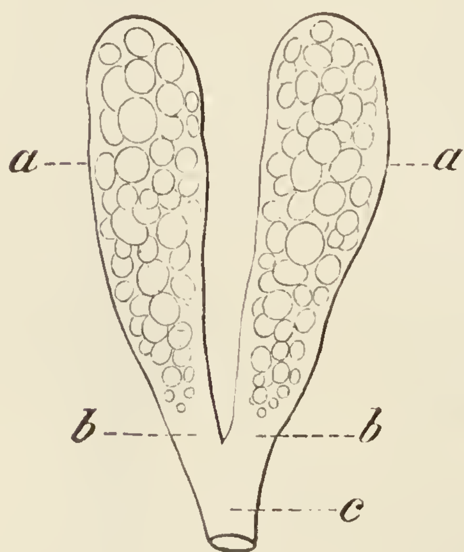


Fig. 580. Schematische Darstellung des weiblichen Geschlechtsapparates der Teleostier.
aa Ovarialsäcke, *bb* deren schlauchartige, als Oviducte functionirende Verlängerungen, *c* Stelle, wo die letzteren in einem unpaaren Canal zusammenfliessen.

1) Von ungewöhnlicher Länge sind sie bei Zeus faber und Scorpaena scrofa (Brock).

2) Die sogenannte Harnblase mündet in die Legröhre und letztere kann wie ein Handschuhfinger nach aussen umgestülpt werden und besteht im Wesentlichen aus glatten Muskeln. Letztere fehlen bei Rhodeus amarus (Brock).

3) Bei Serranus wie bei Chrysophrys liegt ein wohl ausgebildeter Hoden in der Wand des Eierstockes, auch ist ein Vas deferens vorhanden, welches aus langgezogenen, dickwandigen Cavernen besteht und den ganzen Ovarialcanal umschliesst. Serranus befruchtet sich selbst, Chrysophrys gegenseitig. Fische mit inconstantem Hermaphroditismus leiten dann zu den gewöhnlichen Verhältnissen hinüber; man hat also gewissermaassen drei Entwicklungsstufen (Brock).

wo sie vorkommen, den gleichnamigen Gebilden höherer Wirbelthiere ebenso wenig, als die sogenannte Harnblase der Knochenfische an die Seite zu stellen (Brock)[1]).

Das durch seine weisse Farbe oft sehr vom Hoden abstechende Vas deferens läuft in der Regel an der dorsalen Kante des Hodens nach hinten und ist dabei zuweilen in eine Art von Hilus eingebettet. In selteneren Fällen tritt es erst von der hinteren Hodenspitze ab, zieht also nicht erst dem Hoden entlang.

Die Mesorchien setzen sich vom Hoden aus auch auf die freien Theile der Vasa deferentia fort, indem diese zwischen die beiden Blätter derselben zu liegen kommen. Ganz analog ist auch der Eierstock befestigt.

Eine besondere Serosa ist auf den Geschlechtsdrüsen nicht nachzuweisen, indem das Bauchfell an seinen Ansatzstellen sofort mit dem Gewebe der Tunica propria verschmilzt. Es handelt sich also, genau wie bei höheren Wirbelthieren, nur um eine Fortsetzung des Bauchfell-Epithels, welches wir ja bekanntlich als die Matrix der Keimdrüsen sämmtlicher Wirbelthiere zu betrachten haben.

Die Hodencanäle zeigen entweder eine radiär zum Hilus resp. Vas deferens gerichtete Anordnung (Perca, Lucioperca), oder anastomosiren sie häufig mit einander und knäueln sich bunt durcheinander (Cyprinoiden)[2]).

Während die Keimdrüsen und ihre Ausführungsgänge bei Teleostiern eine einheitliche Bildung darstellen, sind dieselben bei den weiblichen **Selachiern** und manchen **Ganoiden** von einander getrennt.

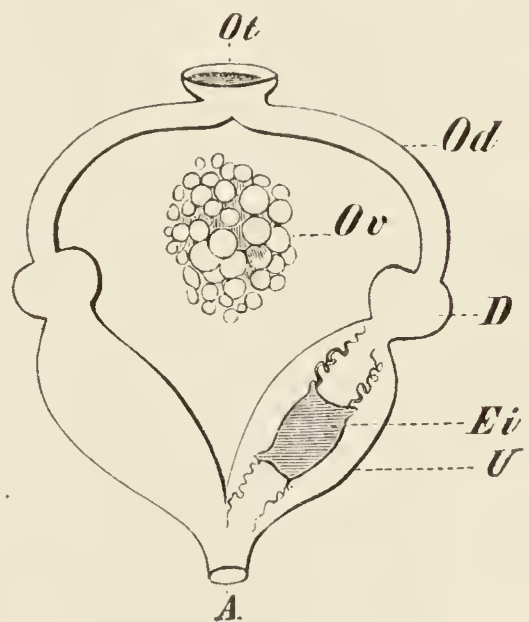


Fig. 581. Halbschematische Darstellung des weiblichen Geschlechtsapparates der Selachier. Grösstentheils nach Nuhn. *Ov* Ovarium, *Od* Oviduct, *Ot* Ostium tubae, *D* Eileiterdrüse, *Ei* Ei in seiner Hornschale, von welcher die Suspensorialschnüre abgehen, *U* Uterusartig aufgetriebene Partie des Oviductes, *A* Stelle, wo die Geschlechtscanäle zusammenfliesen.

---

1) Im Hinblick auf die jährlich in enormer Menge abgeschiedenen weiblichen und männlichen Zeugungsstoffe (bei Conger vulgaris z. B. wurden 3,300,000 Eier gezählt), kann es nicht Wunder nehmen, dass die keimbereitenden Drüsen während der Fortpflanzungszeit in jeder Hinsicht die allergrössten Veränderungen erfahren. Sie gewinnen namentlich eine sehr bedeutende, vom Pericard bis zur Cloake reichende Länge, woraus dann eine Verkürzung des vorher viel längeren Vas deferens resultirt. Bei lebendig gebärenden Teleostiern (Zoarces viviparus, Sebastes viviparus, manchen Cyprinodonten und andern) entwickelt sich das Ei in der Tuba. Die Art der Befruchtung kennt man nicht.

2) Bei Blennius sanguinolentus findet sich im Hoden gleichzeitig ein dem Hilus zunächstliegender reifer und ein peripherer unreifer Theil neben einander; beide sind scharf von einander abgesetzt.

Sehr abweichend von dem Hoden der übrigen Fische, ja sämmtlicher übrigen Wirbelthiere, verhält sich derjenige von Syngnathus acus. Es handelt sich um zwei lange, cylindrische, halb durchsichtige, eine milchig trübe Flüssigkeit enthaltende Schläuche, in welchen unzählige Zellen mit stark granulirtem Inhalt schwimmen. Sie collabiren auf dem Querschnitt und ihre Wände bestehen aus einem Ring- und Längsfasersystem glatter Muskeln und sind von einem Cylinderepithel ausgekleidet (Brock).

Abgesehen von der Familie der Scyllii und Nictitantes, wo ein unpaares und zugleich asymmetrisches, in der Mittellinie liegendes Ovarium vorhanden ist, treffen wir bei allen übrigen Selachiern einen paarigen Eierstock. Stets aber, auch in den eben erwähnten Ausnahmefällen existirt ein doppelter Ausführungsgang, dessen Entwicklungsgeschichte wir früher schon eingehend betrachtet haben. Er beginnt weit vorne in der Rumpfhöhle, unmittelbar hinter dem Herzen und zwar existirt für beide Gänge eine gemeinsame, in der Medianlinie liegende Abdominalöffnung.

An jedem Ausführungsgang unterscheidet man eine enge, vordere und eine erweiterte, hintere Partie, welche beide durch eine ringförmige Klappe von einander abgesetzt sind. Jene entspricht einem eigentlichen Oviduct, ist längsgefaltet und mit einem Flimmerepithelium versehen, diese einem Uterus, welcher der Flimmerzellen entbehrt und bald von einer glatten, bald von einer zottigen oder gefalteten Schleimhaut ausgekleidet ist. Beide Uteri fliessen mit ihren Hinterenden in eine unpaare Oeffnung zusammen, und diese mündet etwas hinter dem Ausgang der Ureteren in die Cloake.

In der Wand des eigentlichen Eileiters liegt bei den meisten Selachiern eine formell sehr variable Drüse (Eileiterdrüse), welche einen das Ei umhüllenden, zu einer festen, hornartigen Masse erstarrenden Stoff abscheidet. Am stärksten (biconvex) entwickelt ist sie bei den eierlegenden Selachiern, d. h. unter den Haien bei den Scylii, unter den Rochen bei den Rajae und ebenso bei Chimaera [1]). Die Eischale ist meist länglich viereckig und an den vier Winkeln zu spiralig gewundenen Schnüren ausgezogen [2]).

Bei den viviparen Haien, wo die Eischale nur dünn ist, entwickelt sich der Embryo innerhalb des Uterus. Sein Dottersack ist in der Regel frei und ohne Verbindung mit der Wand des Uterus, bei einigen jedoch, wie z. B. bei Mustelus laevis und Carcharias ist er an eine wirkliche Placenta uterina angeheftet und zwar so, dass seine Falten und Runzeln in entsprechende Vertiefungen der Mucosa uteri eingreifen. Dabei senken sich die eng verflochtenen Gefässe des Dottersackes derartig in die Uterusschleimhaut ein, wie dies von den Cotyledonen der Wiederkäuer bekannt ist [3]).

Der stets paarige, symmetrisch angordnete **Hoden** der **Selachier** liegt, in dem Mesorchium aufgehängt, im vordersten Theile der Bauchhöhle, dorsalwärts von der Leber. Er besteht aus zahlreichen Blasen oder Kapseln, in welchen die Spermatozoen entstehen.

Die quer gerichteten Vasa efferentia verbinden sich mit den auswachsenden, vordersten Urnieren- (Nebenhoden-)Canälchen und ordnen sich zu einem Längscanal, aus dem wieder ein den Vasa efferentia an Zahl gleiches Quercanal-System entspringt.

---

1) Kaum angedeutet ist sie bei Torpedo, wo das Ei keine Schale erhält.

2) Bei Acanthias vulgaris können mehrere (2—3 und vielleicht mehr) Eier im Uterus von einer gemeinschaftlichen, gelbbraunen, an beiden Enden zugespitzten Eihülle umgeben werden. (Home, Jungersen) Aehnliches kommt auch bei zwei südaustralischen, viviparen Rochen vor.

3) Ebenfalls vivipar, jedoch ohne Placenta-Entwicklung sind folgende Selachier: Sphyrna, Galeus, Mustelus vulgaris, Hexanchus griseus, Acanthias vulgaris, Spinax niger u. a.

Eier legen die Scylliiden, Scylliolamniden, Heptanchus und Cestracion.

Was den Müller'schen Gang der männlichen Haifische betrifft, so macht er einen rudimentären Eindruck. Sein Lumen ist sehr eng und oft unterbrochen.

Ueber die Begattungsorgane der Selachier werde ich später einige Mittheilungen zu machen haben.

Was die **Ganoiden** betrifft, so zerfallen sie, was die weiblichen Geschlechtsorgane betrifft, in zwei Abtheilungen.

Zu der einen gehört Lepidosteus, dessen sackförmige Ovarien, wie bei Teleostiern, mit den Ausführungsgängen in continuirlicher Verbindung stehen; sie gehen aber hier nicht vom hinteren Ende, sondern von der Mitte der Säcke ab, so dass letztere vorne und hinten blind geschlossen sind[1]).

In die andere Abtheilung gehört Acipenser und Spatularia. Bei allen diesen sind, ganz wie bei Selachiern, ächte, mit einem in der Körpermitte liegenden, freien Ostium abdominale versehene Tuben vorhanden, die, wie früher schon bemerkt, bei Acipenser und Spatularia, mit dem Ausführungsgang der Nieren communiciren (Fig. 582, *MG, SG*). Diese Verhältnisse sind meiner Ansicht nach so aufzufassen, dass es hier nur zu einer theilweisen, in ihrer Länge starken individuellen Schwankungen unterliegenden Abspaltung der primitiven Urnierengänge kommt. Demnach betrachte ich das nach rückwärts von der Tubenausmündung (Fig. 582, bei MG^1) liegende, weite Rohr bei beiden Geschlechtern als den ungetheilten, primitiven Urnierengang (Vornierengang) (Fig. 582, SG^1), während der nach vorne davon liegende, kopfwärts gerichtete und in die

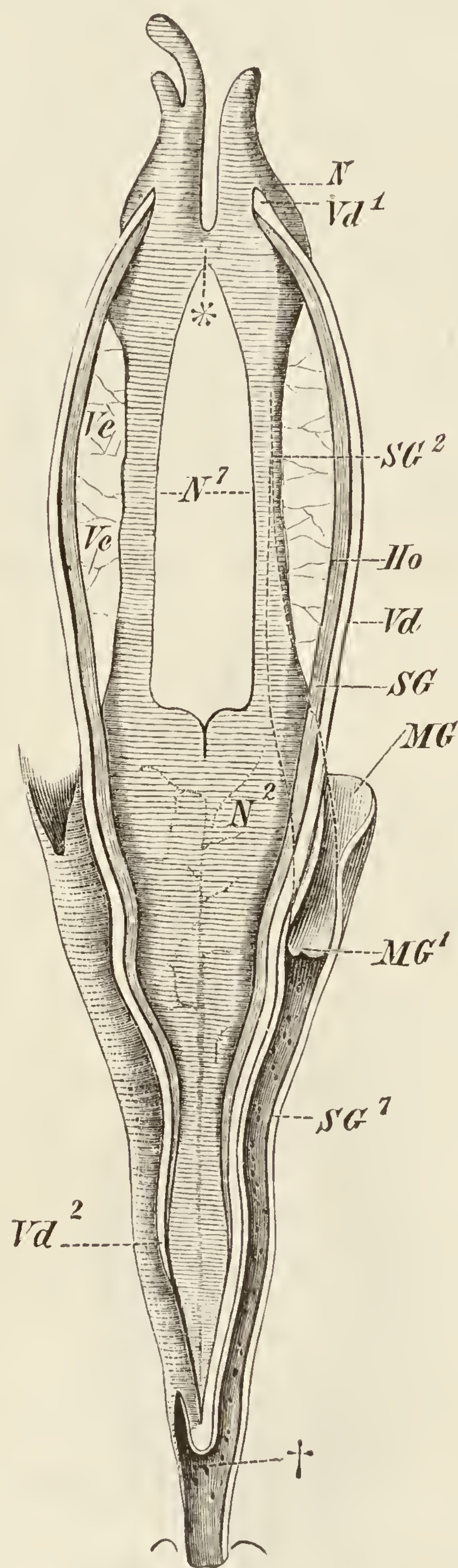


Fig. 582. Männlicher Urogenitalapparat des Störs.
N, N^1, N^2 Die verschiedenen Abschnitte der Niere, *SG*, SG^1, SG^2 die verschiedenen Abschnitte ihres Ausführungsganges, *Vd*, Vd^1, Vd^2 Vas deferens, *Ho* Hoden, *Ve Ve* Netz der Vasa efferentia testis, *MG* Müller'scher Gang, der sich bei MG^1 mit dem Sammelgang der Niere verbindet, † Stelle des Zusammenflusses der Sammelgänge der Niere.

1) Balfour und W. N. Parker haben nachgewiesen, dass der Eisack des Lepidosteus und höchst wahrscheinlich auch derjenige der Teleostier durch einen Faltungsprocess der Leibeshöhlenwand zu Stande kommt. Die betreffenden median- und lateralwärts vortretenden Falten verwachsen mit dem Genitalwall und so wäre das Lumen des Eisackes nur ein Theil des Cavum peritonei. Ueber die Entstehung der nach hinten sich erstreckenden röhrenartigen Verlängerung des Sackes ist noch nichts Sicheres bekannt; wahrscheinlich aber hat sie mit einem Müller'schen Gang nichts zu schaffen und entsteht auf gleiche Weise, wie der Eisack.

Nierensubstanz eingebettete Gang (*SG*) als secundärer Urnierengang aufzufassen wäre. Derselbe functionirt beim Männchen ganz wie bei Selachiern und Amphibien, als Harnsamenleiter (Leydig'scher Gang), beim Weibchen dagegen nur als Harnleiter. Im ersteren Fall kommt die stets nur sehr kurze Tube (von *MG* bis MG^1) als Ausführungsweg für die Geschlechtsproducte gar nicht in Frage, wogegen der an der Einmündungsstelle der Tube beginnende primitive Urnierengang bei beiden Geschlechtern als Harn- und Geschlechtscanal figurirt[1]). (Vergl. das Harnsystem.)

Bei den Männchen der Sturionen trifft man einen langen, bandartigen Hoden, der nicht weit hinter dem vorderen Nierenende, und zwar an der ventralen Fläche derselben, beginnt, um dann von hier aus, die Schwimmblase lateralwärts umgreifend, nach hinten zu ziehen (Fig. 582, *Ho*). Vom Ostium tubae an lenkt er wieder, mit dem der andern Seite schwach convergirend, medianwärts ab und kommt in die Furche zwischen der Niere und den primitiven Urnierengang zu liegen. Mit letzterem ist er aufs Innigste verwachsen und verstreicht gegen sein hinteres Drittel zu, indem er sich mehr und mehr zuspitzt.

Am lateralen Rand des Hodens zieht ein Gang herab, welcher nach vorne und hinten blind geschlossen ist und welcher als Sammelgang zu dienen scheint (Fig. 582, Vd-Vd^2). Aus ihm entspringen zahlreiche kleine, da und dort netzartig verbundene Vasa efferentia, *Ve*, *Ve*), die im Mesorchium suspendirt sind und sich mit dem schlanken Nierenabschnitt N^1 auf Fig. 582 verbinden.

Letzterer functionirt somit wie bei Selachiern und Amphibien als Nebenhoden (Wiedersheim).

Ganz ähnlichen Verhältnissen begegnen wir auch bei Spatularia und hier sind namentlich die strickleiterartig angeordneten, quer zum Sammelgang liegenden Hodencanälchen deutlich zu sehen. Der Sammelgang ragt hier weit über das vordere und hintere Hodenende hinaus.

Auch die an Lepidosteus gemachten Befunde Balfour's und Parker's stimmen mit dem eben geschilderten Verhalten der Sturionen insofern überein, als es sich auch hier um dieselben Beziehungen der Hodencanälchen zu der Niere handelt.

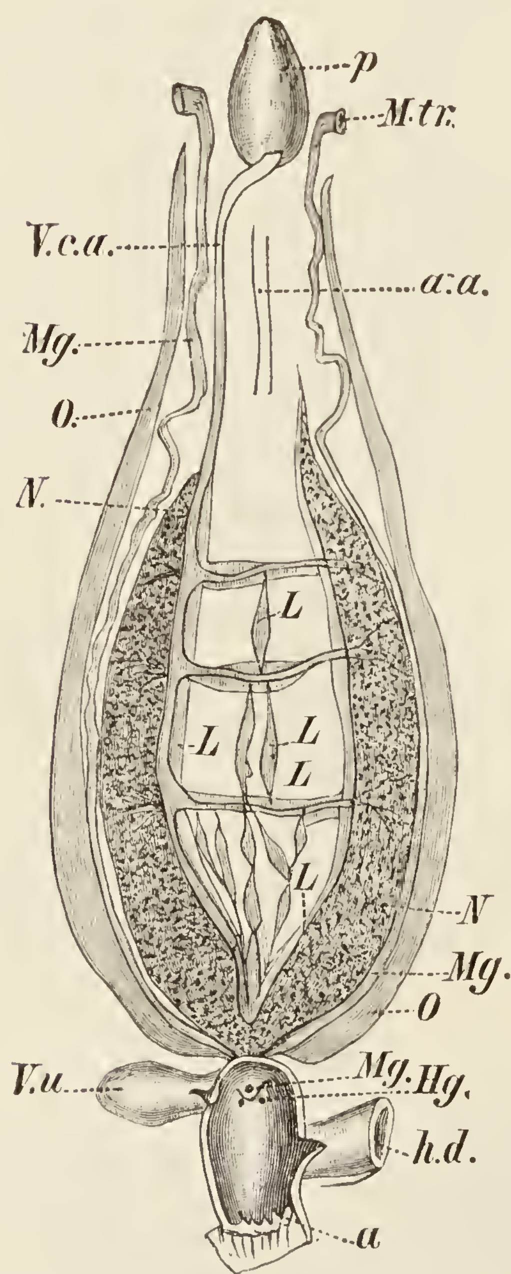


Fig. 583. Ventrale Ansicht des weiblichen Urogenitalapparates von Protopterus. Die Eierstöcke und Niere sind auseinandergelegt. Nach H. Ayers.

aa Aorta, *p* Pericardium, *Vca* Vena cava inferior, *a* Anus, *N*, *N* Nieren, *Hg* Harnausführungsgang, *O* Ovarium, *Mg* Müller'scher Gang, *M.tr.* Ostium tubae, *V.u* Vesica urinaria, *hd* Hinterdarm, *L*, *L* Lymphoide Substanz.

1) Die Tuben werden an ihrem vorderen freien Ende bei beiden Geschlechtern zuweilen blindsackartig geschlossen getroffen, eine Thatsache, die näherer Untersuchung bedarf.

Was die **Dipnoër** (Fig. 583), welche neuerdings von H. Ayers auf ihren Geschlechtsapparat hin genauer untersucht worden sind, betrifft, so sei Folgendes bemerkt. Der gesammte Urogenitalapparat hängt in Form zweier langer, parallel in der Medianlinie dahinziehender Falten in die Leibeshöhle hinein. Die Geschlechts-Drüsen und ihre Ausführungsgänge liegen am Aussenrande der Nieren und zur Zeit der geschlechtlichen Ruhe bedecken sie nur $^1/_5$ des Darmumfanges; während der Fortpflanzung jedoch wird der Darm ganz von ihnen umgeben.

Die weiblichen Genitalorgane, mit ihren langen, etwas geschlängelten, bis zum Pericard reichenden, starken, mit Eiweissdrüsen und deutlichen Trichteröffnungen versehenen Tuben erinnern in vielem an die Amphibien und auch ihre Hypertrophie während der Fortpflanzung gehört hierher. Die Eierstöcke selbst unterliegen, je nach Alter und Saison den grössten Variationen. Im unreifen Zustande sind es lange, schmale Bänder, von feinkörniger Substanz, die sich durch die ganze Leibeshöhle erstrecken. Bei Ceratodus sind sie in unreifem Zustand deutlich gelappt. Bei der Geschlechtsreife stellen die Ovarien je einen weiten dünnwandigen Sack dar, in deren Innenseite sich die Eier entwickeln. Durch Bersten der Sackwand werden dieselben frei und gelangen in die Leibeshöhle und von hier in die Tuben.

Nach E. Beddard entwickeln sich zur Zeit der Geschlechtsreife die um den Eifollikel herum liegenden Blutcapillaren in ausserordentlich starker Weise und führen den Follikel-Epithelien Nahrungsstoffe zu. In Folge davon füllen sich letztere mit kleinen, rundlichen, stark lichtbrechenden Körperchen, welche auch im Innern des Eies selbst angetroffen werden. Letztere liegen aber nicht frei, sondern in rundliche, mit deutlichem Kern versehene Zellen eingeschlossen und diese können nichts anderes sein, als eingewanderte Follikel-Epithelien. So wäre dadurch ein neues Beispiel der Ernährung des Eies von Seiten des Follikelepithels gegeben, ein Vorgang, auf den ich bei der Beschreibung des Säugethier-Eies noch einmal zurückkommen werde.

Im männlichen Geschlecht ist der Modus der Spermaausführung nicht bekannt. Es ist aber nicht unmöglich, dass der Samen durch die Pori abdominales entleert wird. Die Müller'schen Gänge sind, wenn auch in schwächerer Entwicklung, stets auch im männlichen Geschlecht vorhanden.

Der Bau des Hodens liegt noch nicht klar; es ist aber denkbar, dass ähnliche Beziehungen zur Niere bestehen wie bei Ganoiden (Lepidosteus, Stör).

Die Thiere paaren sich im August und laichen 6—10 Fuss tief im Wasser. Die Eier werden in Gruben deponirt, die im schlammigen Ufer ausgehöhlt sind. Die Jungen gleichen den Kaulquappen von Rana. Beide Geschlechter sind während der Fortpflanzung stets bei einander.

AMPHIBIEN.

Die **Ovarien** der **Gymnophionen** liegen etwa in der Mitte der Nierenlänge, rechts und links von der Wirbelsäule am Mesovarium aufgehängt. Sie stellen lange, schmale Bänder dar, die in Folge der eingelagerten Eier ein körniges Aussehen gewinnen.

Die Eileiter (Fig. 584, **B** *Od*), welche mit trichterartiger Erweiterung (*Ot*) beginnen, laufen ganz gestreckt, dicht am lateralen

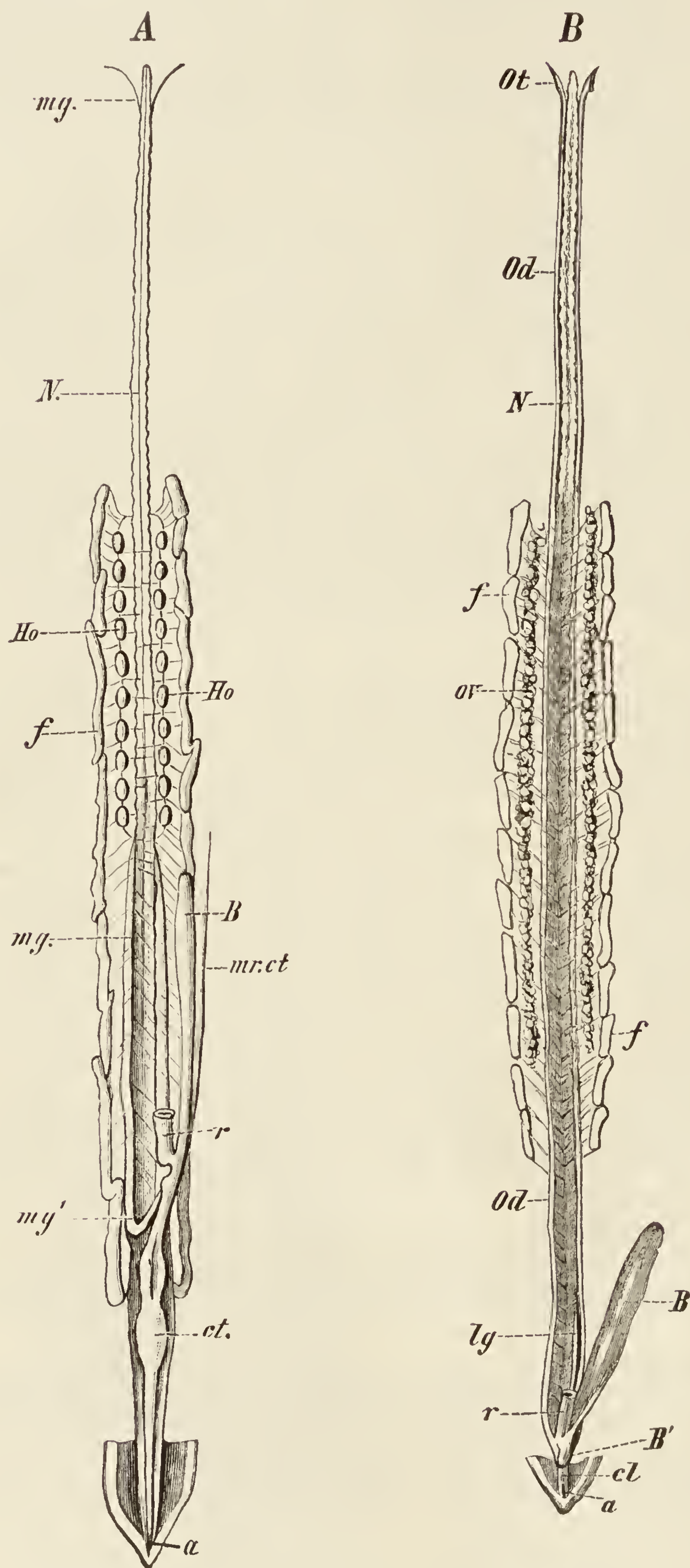


Fig. 584. Das männliche (*A*) und weibliche (*B*) Urogenitalsystem von Epicrium glutinosum. Nach J. W. Spengel.

NN Niere, *mg*, *mg'* der Müller'sche Gang des Männchens, welchem beim Weibchen der Oviduct *Od* entspricht, *Ot* Ostium tubae, *Ho* Hoden, *ov* Ovarium, *ff* Fettkörper, *lg* Leydig'scher Gang, *B*, *B* Harnblase, *ct*, *cl* Cloake, die sich bei *a* nach aussen öffnet, *mr.ct* Musculus retactor cloacae, *r* Rectum.

Nierenrand nach hinten. Das Ostium abdominale liegt in der Regel am vorderen Nierenende, oder auch etwas weiter nach hinten davon. Sie münden sowohl unter sich als von den Harnleitern getrennt in die Cloake. Auch bei Männchen (Fig. 584, **A**, *mg*) existiren die Müller'-

schen Gänge und zwar in ganz denselben topographischen Verhältnissen, wie beim Weibchen. Im Lauf nach rückwärts schwellen sie hier, wie Spengel gezeigt hat, zu ansehnlichen drüsenreichen Schläuchen an, die in der Nähe des hinteren Nierenendes, unter plötzlicher Verjüngung ihres Lumens, scharfkantig umbiegen und nach vorne laufen, um sich endlich neben dem Harnleiter in die Cloake einzusenken (Fig. 584, **A**, bei *mg*[1]), vergl. auch das Capitel über die Begattungsorgane).

Die männliche Tube communicirt bei der Mehrzahl der Gymnophionen durch ein offenes Ostium abdominale mit der Leibeshöhle, häufig aber obliterirt das Canallumen im vorderen Abschnitt des Müller'schen Ganges[1]).

Die **Hoden** der **Gymnophionen** stellen eine Längsreihe bald ganz gleich grosser, bald sehr verschieden grosser Einzelstücke dar, in beiden Fällen aber werden letztere (Fig. 585, *Ho, Ho*) perlschnurartig durch einen Sammelgang (*Sg*) mit einander verbunden. Jedes Hodenstück besteht aus einer Reihe kugeliger Kapseln (*K*, *K*), welche den Samen bereiten und an den durchziehenden Sammelgang Canäle abgeben. An jeder Stelle, wo der Sammelgang zwischen je zwei Hodenstückchen frei zu Tage tritt, geht von ihm ein Quercanälchen ab (Fig. 585, *Q*), welches sich gegen die Niere herüber erstreckt, um sich in der Nähe ihres medialen Randes in einen Längscanal (*L*) einzusenken. Mit diesem endlich verbindet sich eine zweite Serie von Quercanälchen, welche von der Niere und zwar je von einem Malpighi'schen Körperchen aussprossen (Q^1, Q^1). Von hier aus gelangt der Samen in den weiteren Verlauf der mit den primären Malpighi'schen Körperchen in directer Verbindung stehenden Schleifencanäle (*S*) und von da aus schliesslich in den Harnleiter, der somit als Harnsamenleiter (Leydig'scher Gang) zu bezeichnen ist (J. W. Spengel).

Nach Sarasin sind die Eier

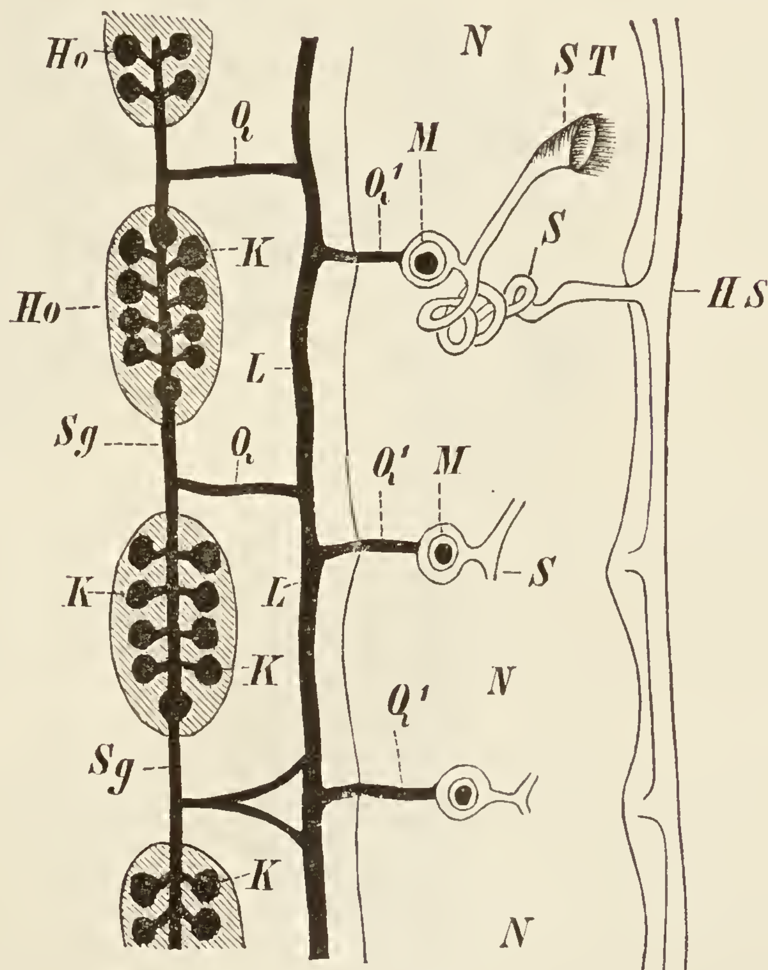


Fig. 585. Schematische Darstellung eines Abschnittes des männlichen Geschlechtsapparates der Gymnophionen.

Ho Ho Hoden, *Sg* Sammelgang derselben, *K K* Hodenkapseln, *Q Q* Austretende Quercanäle, welche sich in den Längscanal *L L* einsenken, Q^1 Q^1 Zweite Serie von Quercanälen, *M M* Malpighi'sche Körperchen, *N N* Niere, *ST* Segmentaltrichter, *S* Schleifencanäle, *HS* Harnsamenleiter.

---

1) Im Larvenstadium finden sich Reste der Urnieren, die man als Müller'sche Knäuel bezeichnet. Sie stellen vielfach verschlungene Canäle dar, die durch verschiedene, flimmernde Trichter in die Leibeshöhle münden, hinten aber blind geschlossen sind. Sie entstehen durch Umbildung des Vorderendes vom primären Urnierengang (J. W. Spengel).

des oviparen Epicrium glutinosum von besonderem Interesse, da sie ganz und gar an Sauropsideneier erinnern. Erstens sind sie oval und von auffallender Grösse (9 mm lang), zweitens besitzen sie einen mächtigen, strohgelben Dotter, der eine runde, weissliche Keimscheibe mit dunklerem Keimbläschen trägt. Ferner existirt die sogenannte Latebra und ihr Stiel wie im Vogelei. In den Oviducten werden sie von reichlichem Eiweiss umhüllt und die zähe Umhüllungsmasse zieht sich an jedem Eipol zu Chalazen aus, wodurch die einzelnen Eier untereinander perlschnurartig verbunden werden. Die Eier werden in die Erde abgelegt und zwar so, dass alle Chalazen nach der Mitte des Eiklumpens zusammengebogen werden. Um den Eiklumpen herumgeschlungen liegt die Mutter und übernimmt so, gegen Feinde und Austrocknung schützend, selbst die Brutpflege.

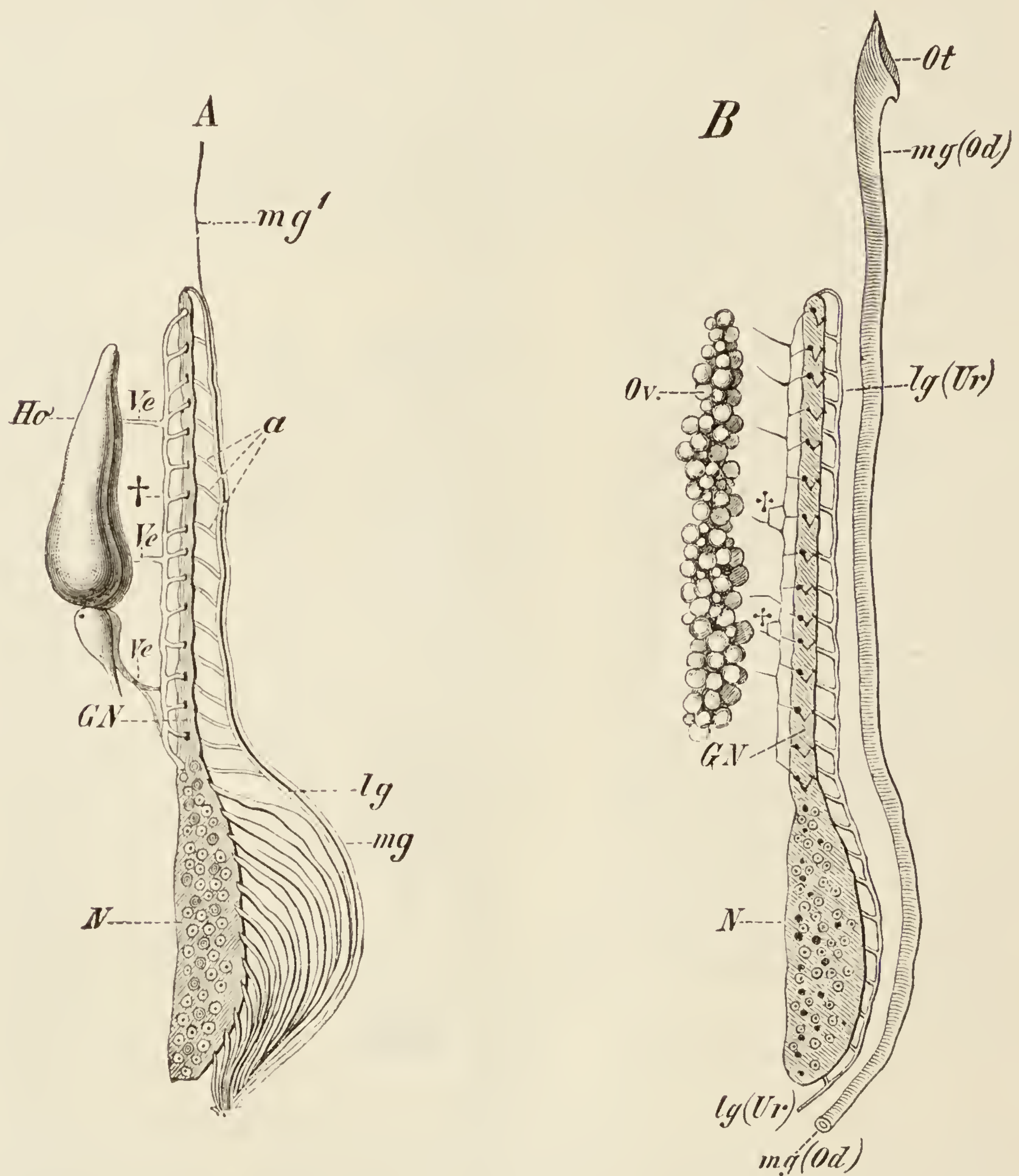


Fig. 586. Schema des Urogenitalsystems eines männlichen (*A*) und eines weiblichen (*B*) Urodelen, mit Zugrundelegung eines Präparates von Triton taeniatus. Nach J. W. Spengel.

Ho Hoden, *Ve Ve* Vasa efferentia desselben, welche sich in einem Sammelgang † vereinigen, *a* Ausführungsgänge der Harncanälchen, welche sich in den Leydig'schen Gang *lg lg* (Harnsamenleiter) einsenken; letzterer fungirt beim Weibchen (Fig. *B* bei *lg*) einzig und allein als Harnleiter (*Ur*). Das System der Vasa efferentia und ihres Sammelganges (*lg*) wird hier abortiv, *mg mg*¹ (*Od*) Müller'scher Gang, *Ot* Ostium desselben (Ostium tubae) beim Weibchen, *GN* Geschlechtsniere (Nebenhoden des Männchens), *N* Eigentliche oder sogenannte Beckenniere.

Dass übrigens nicht alle Gymnophionen ovipar sind, sondern dass es auch vigigare gibt, beweist eine Beobachtung von Greeff an Siphonops thomensis, in dessen hinterstem Tuben-Ende drei circa 4 cm lange Empryonen, die keine Spur von äusseren und inneren Kiemen mehr zeigten, aufgefunden wurden. Diese Embryonen besassen einen dicken, durch eine halsartige Einschnürung vom übrigen Körper abgesetzten Kopf. Der hintere Körpertheil erschien in ziemlicher Ausdehnung seitlich comprimirt, so dass eine Art Ruderschwanz und damit der Typus einer langgestreckten Urodelenlarve vorlag.

Was die Geschlechtsorgane der **Urodelen** betrifft (Fig. 586, **A, B**), so sind die **Eierstöcke** alle nach einem Typus gebaut. Sie stellen stets einen ringsum geschlossenen, länglichen Schlauch dar, dessen dünne fibröse Wände ein ununterbrochenes, im Gegensatz zu den Anuren nie in Kammern abgetheiltes Lumen umschliessen[1]) (Fig. 586, **B**, *Ov*). Im

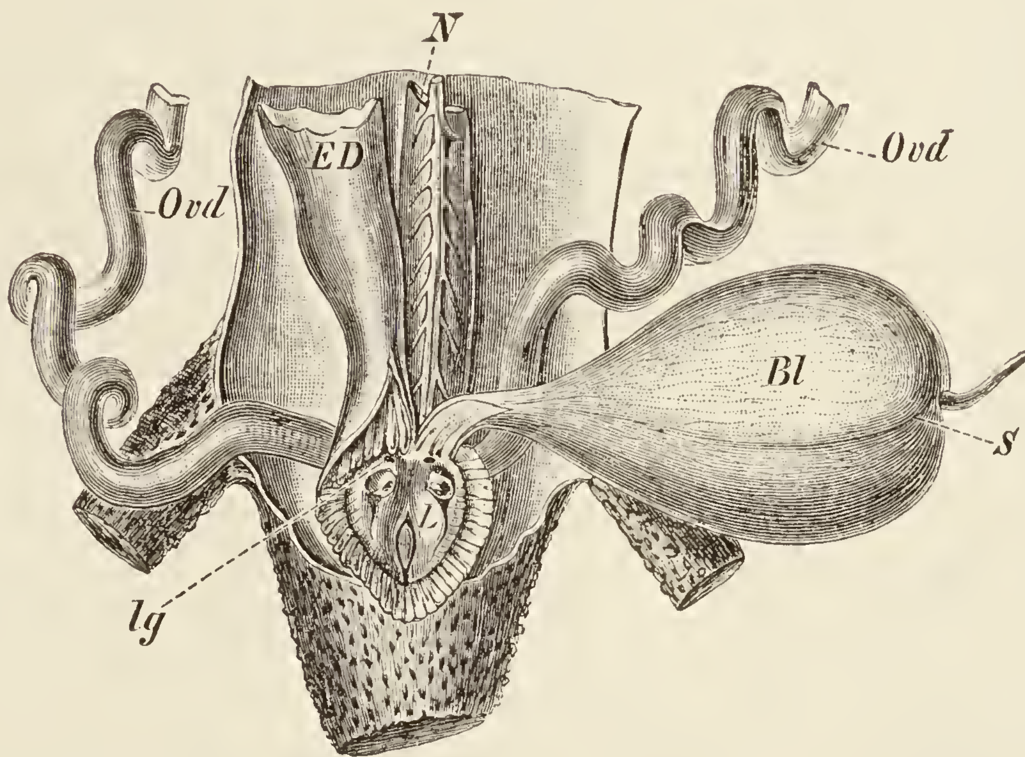


Fig. 587. Cloake einer weiblichen Salamandrina perspic., aufgeschnitten. *ED* und *Bl* Enddarm und Harnblase, beide an ihrer Einmündungsstelle in die Cloake aufgeschnitten, *S* Blasenfurche, *N* Nieren, *lg* Ausmündung der Leydig'schen Gänge (Ureteren), *Ovd*, *Ovd* Oviducte, welche auf zwei Papillen münden. Links von der Schleimhautfalte *L* die Genitalpapille.

Innern liegen die Eier. Eine Verbindung der Eierstöcke mit den Eileitern besteht so wenig als bei irgend einem andern Amphibium. Die Eierstöcke sind vielmehr durch ein Mesovarium frei aufgehängt in der Leibeshöhle, in welche die Eier entleert werden, und dann durch das hier verbreitete Wimperepithel vor die Tubentrichter geführt (Fig. 586, **B**, *Ot*).

Das von Wimperzellen ausgekleidete Ostium abdominale tubae der Urodelen liegt in der Regel am vordersten Ende der Körperhöhle, weit entfernt vom Vorderende der Nieren. In der Jugend gestreckt, werden die am lateralen Nierenrand nach hinten laufenden Oviducte später, zumal in der Brunstzeit, geschlängelt. Sie münden in der dorsalen Cloakenwand auf zwei Papillen aus (Fig. 587, C).

Bei manchen Urodelen, z. B. bei Salamandra atra und Spelerpes fuscus, ist der hintere Abschnitt der Tuben zu einem uterus-

1) Dies bedarf einer Nachprüfung.

artigen Körper aufgetrieben und möglicherweise kommt derselbe allen viviparen Salamandrinen zu, wie ja auch zwischen ihnen und den oviparen Differenzen im Character des Tuben-Epithels bestehen (Spengel) (vergl. pag. 778, 779, wo von viviparen und oviparen Gymnophionen die Rede ist).

Die **Hoden** der **Urodelen** (Fig. 586 **A**, *Ho*) entsprechen in ihrer Lage vollständig den Ovarien, d. h. sie liegen symmetrisch rechts und links von der Wirbelsäule, ungefähr in der Längenmitte der Leibeshöhle. So verschieden sie auch ihrem äusseren und inneren Verhalten nach sind, so besitzen sie doch alle im Innern den uns schon von den Gymnophionen her bekannten Sammelgang, in welchen die Hodenkapseln einmünden.

Bei den Ichthyoden und manchen Spelerpesarten stellt der Hoden einen nach vorne hin spitz zulaufenden, hinten meistens abgerundeten, rundlich-cylindrischen Körper dar (Fig. 588, *Ho*); bei andern Urodelen ist er regelmässig oval und hie und da schwach maulbeerartig gelappt oder auch unregelmässig gefurcht.

Das Hodennetz zeigt nach den Untersuchungen Spengel's keine principiellen Unterschiede von demjenigen der Gymnophionen, jedoch fehlt zuweilen der Längscanal, in welchem Falle dann die Vasa efferentia direct zwischen den Malpighi'schen Körperchen und dem Sammelgang des Hodens sich erstrecken (Fig. 588, *Ve*, *Ve*).

Ueber die Art und Weise der Samenleitung habe ich schon bei der Anatomie der Niere ausführliche Mittheilungen gemacht, so dass ich auf jenes Capitel verweisen kann.

Nach ausssen vom Harnsamenleiter liegt bei den männlichen Urodelen der Müller'sche Gang; er verliert sich aber schon vor der Cloake, ohne in letztere einzumünden, d. h. er ist nach hinten zu blind geschlossen. Er unterliegt, nach geringerer oder stärkerer Reduction, nach Persistenz oder Verlust seines Lumens, bedeutenden Variationen, auf die aber hier nicht näher eingegangen zu werden braucht.

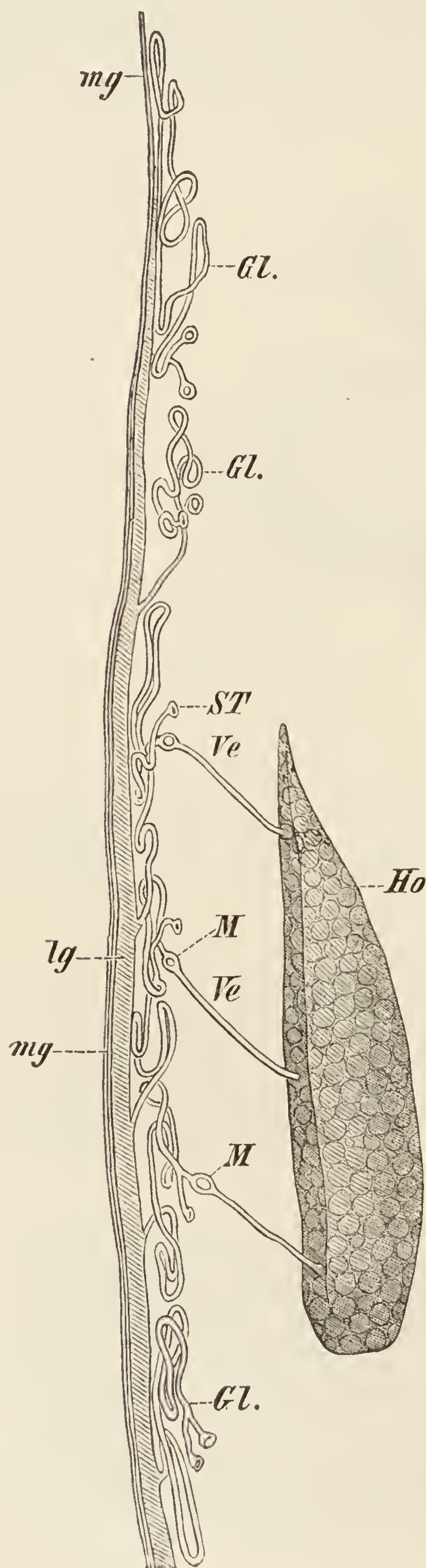


Fig. 588. Geschlechtsabschnitt der Niere von Spelerpes variegatus. Nach J. W. Spengel.

Ho Hoden, *Ve Ve* Vasa efferentia testis in Malpighi'sche Körperchen (*M M*) eintretend, *ST* Segmentaltrichter, *Gl Gl* Einzelne, getrennt liegende Nierenknäuel, *lg lg* Leydig'scher, *mg* Müller'scher Gang.

Sein Vorderende steht bald in offener Communication mit der Leibeshöhle, bald ist es durch eine endständige Cyste verschlossen oder läuft es in einen haarfeinen Faden aus.

Die Cloake der männlichen Urodelen, deren Lippen in der Regel zur Brunstzeit eine starke Schwellung erfahren (vergl. die Begattungsorgane), ist durch einen ausserordentlichen Drüsenreichthum ausgezeichnet. Die Drüsen, welche die gesammte Cloake einwickeln, zerfallen nach der Beschaffenheit ihres Secretes in eine vordere und eine hintere Partie. Erstere zeigt schon äusserlich, bei gewissen Arten, wie z. B. bei Salamandra maculosa, ein mehr weissliches Colorit und ragt selbst noch weit in die Beckenhöhle vor; die weiter nach hinten liegende Abtheilung ist grau oder gelblichgrau. Die einzelnen Drüsenschläuche sind so gross, dass sie mit unbewaffnetem Auge wohl unterschieden werden können. So sind sie bei Spelerpes z. B. radienartig zur Cloake angeordnet, reich vascularisirt und von glatten, in der Längsaxe des Drüsenschlauches angeordneten Muskeln umsponnen. Das Secret ist zähflüssig, klebrig. Bei weiblichen Thieren sind jene Drüsenmassen ungleich kleiner, als bei männlichen.

Die **Ovarien** der **Anuren** (Fig. 589, *Ov*) stellen eine Längsreihe von dünnwandigen Taschen dar, in welchen die Eier suspendirt sind. Die einzelnen Taschen, deren man, je nach verschiedenen Arten, 3—20 unterscheidet, sind vollständig von einander getrennt.

Bei allen Bufonen, namentlich bei jungen Weibchen, liegt am Vorderende des Ovariums ein compacter, von dem übrigen Ovarium scharf abgegrenzter Körper. Er besteht aus kleinen, dicht gedrängt liegenden Zellen, die nach Spengel mit den Eiern des übrigen Ovariums im Wesentlichen übereinstimmen. Mit zunehmendem Alter erfährt dieses Organ („Bidder'sches Organ", Spengel) eine immer stärkere Reduction, bis es schliesslich kaum noch in Spuren nachweisbar ist.

Wie bei Urodelen, so liegt auch bei Anuren das Ostium tubae (Fig. 589, *Ot*) an der Vordergrenze der Leibeshöhle,

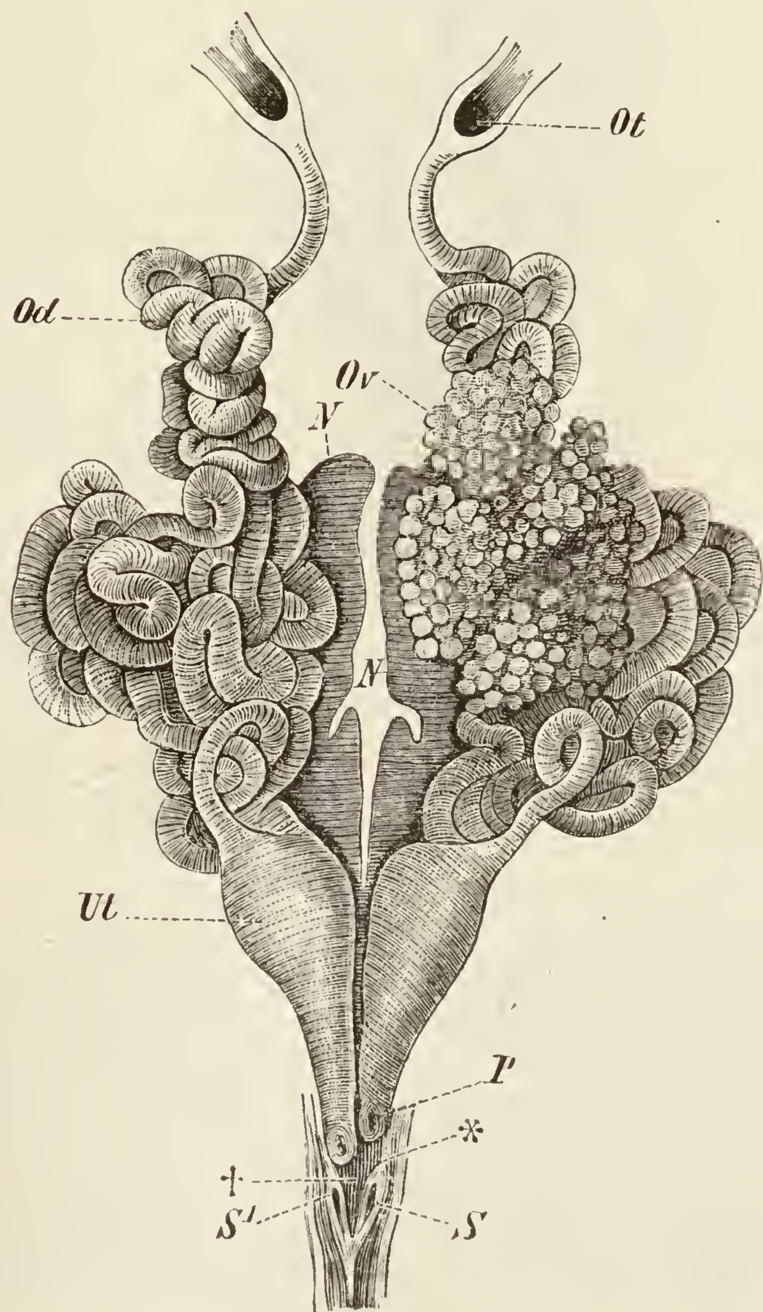


Fig. 589. Urogenitalapparat einer weiblichen Rana esculenta.

Ov Ovarium (das Ovarium der andern Seite ist entfernt), *Od* Oviduct, *Ot* Ostium tubae, *Ut* das aufgetriebene, uterusartige Hinterende des Oviductes, *P* Ausmündung desselben in die Cloake, *N* Niere, *S* S^1 Ausmündungen der Ureteren in die Cloake, welche auf zwei, durch einen tiefen Intervall (†) von einander getrennten Längsfalten (*) liegen.

dicht neben den Lungenwurzeln. In der Brunstzeit erzeugt der Eileiter (*Od*) eine Menge dicht verschlungene Windungen und gewinnt ausserordentlich rasch an Länge und Dicke (Fig. 589, *Od*).

Gegen die Cloake zu nähern sich die Oviducte (*Ut*) beider Seiten und blähen sich kolbig auf (Uterus der Autoren), um nach hinten zu sich wieder zu verjüngen. Schliesslich münden sie auf je einer Papille (*P*) in die Cloake ein.

Nur bei der Gattung Bufo und Alytes fliessen beide Tubenenden zu einem gemeinschaftlichen, auf einer unpaaren Papille ausmündenden Raum zusammen. Auch bei Hyla findet sich nur eine Papille, allein im Innern bleiben die Eileiter durchaus getrennt.

In jenem aufgetriebenen Abschnitte der Tuben (*Ut*) fügen sich die Eier, nachdem sie zuvor von Seiten der Eileiterdrüsen einen gallertigen Ueberzug erhalten haben, zu Ballen (Frösche) oder Schnüren (Kröten) zusammen [1]).

Die Form des **Anuren-Hodens** (Fig. 590, *Ho*, *Ho*) ist, je nach verschiedenen Arten, bald rund, bald länglich-oval oder mehr kegelförmig. Er liegt an einer dem Ovarium völlig entsprechenden Stelle, etwa in der Längenmitte des Rumpfes, an der ventralen Nierenfläche und nach hinten von dem fingerartig gelappten Fettkörper (*FK*)[2]). Statt des uns von den übrigen Amphibien bekannt gewordenen Sammelganges findet sich im Innern ein ganzes Netz von Gängen, oder besteht der ganze Hoden, wie dies bei Discoglossus pictus der Fall ist, aus zahlreichen, parallel neben einander liegenden Schläuchen, deren jeder fast die Länge des ganzen Organs besitzt.

An dem Vorderende des Hodens, von welchem ein einziges, sehr weites Vas deferens entspringt, vereinigen sich alle diese Schläuche zu wenigen,

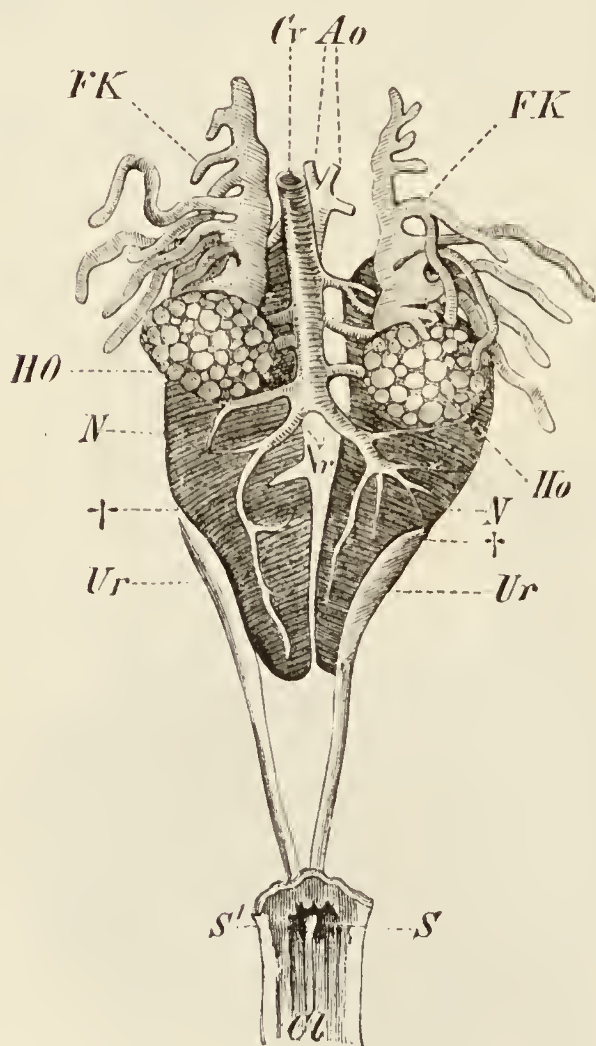


Fig. 590. Urogenitalapparat einer männlichen Rana esculenta.
N, *N* Nieren, *Ur*, *Ur* Ureteren (Leydig'sche Gänge), welche bei † am lateralen Nierenrand hervortreten, *S* *S*¹ Ihre Ausmündung in die Cloake (*Cl*), *H H* Hoden, *FK*, *FK* Fettkörper *Cv* Vena cava inferior, *Ao* Aorta, *Vr* Venae revehentes des Nierenpfortaderkreislaufes.

1) Ich kann nicht unterlassen, auf die biologisch äusserst interessanten Arten der Fortpflanzung gewisser Anuren, beziehungsweise auf die hier in Frage kommende Brutpflege aufmerksam zu machen. Die hierher gehörigen Anuren sind u. a.: Notodelphys, Pipa dorsigera, Alytes und vor allen Rhinoderma Darwinii, wo sich die Brut in dem dilatirten Kehlsack des Männchens entwickelt.

2) Der Fettkörper, welcher in den verschiedensten Form- und Grösseschwankungen allen Amphibien zukommt, ist ausserordentlich stark vascularisirt und zwar verläuft in jedem Lappen ein starker Längsstamm, der rechts und links Zweige abgibt. Er ist ganz von Peritoneum überzogen und besteht aus adenoider Substanz. Die einzelnen Maschen sind von Fettkugeln, freiem Fett und weissen Blutzellen erfüllt.

äusserst kurzen Samencanälchen, wodurch die Hodenschläuche mit dem Vas deferens verbunden werden (Spengel)[1].

Am Vorderende jedes Hodens der ächten Kröten, d. h. zwischen der Geschlechtsdrüse und dem Fettkörper, findet sich dasselbe röthlichgelbe Organ [2]), welches Spengel beim Ovarium als **Bidder'sches Organ** bezeichnet hat. Es besteht in seinem Innern aus Kapseln, welche ihrem Bau nach im Wesentlichen mit ächten Eiern auf einer frühen Entwicklungsstufe übereinstimmen, auch entwickeln sie sich ganz wie die Eierstockseier. Eine von ihrer Seite erfolgende Hilfeleistung bei der Samenbereitung ist nicht erwiesen. Sicher ist anzunehmen, dass in einzelnen dieser Eikapseln eine Bildung von Samenkörpern erfolgt, so dass sie also sowohl die Bedingungen für die Entwicklung männlicher als weiblicher Geschlechtsstoffe enthalten. Die eigentliche physiologische Bedeutung dieses Organs genauer zu präcisiren, erscheint bis jetzt nicht möglich; man kann eben nur sagen, dass die Geschlechtsdrüsen der Kröten auch dann noch die Bedingungen für die Entwicklung beider Geschlechter enthalten, wenn das Stadium der geschlechtlichen Indifferenz bereits überschritten ist, und dass sie allmälig eine Umbildung erleiden (Knappe).

Was die Verbindung des Hodens mit der Niere, beziehungsweise mit dem Ausführungsgang betrifft, so stimmt hierin nur die Gattung Bufo

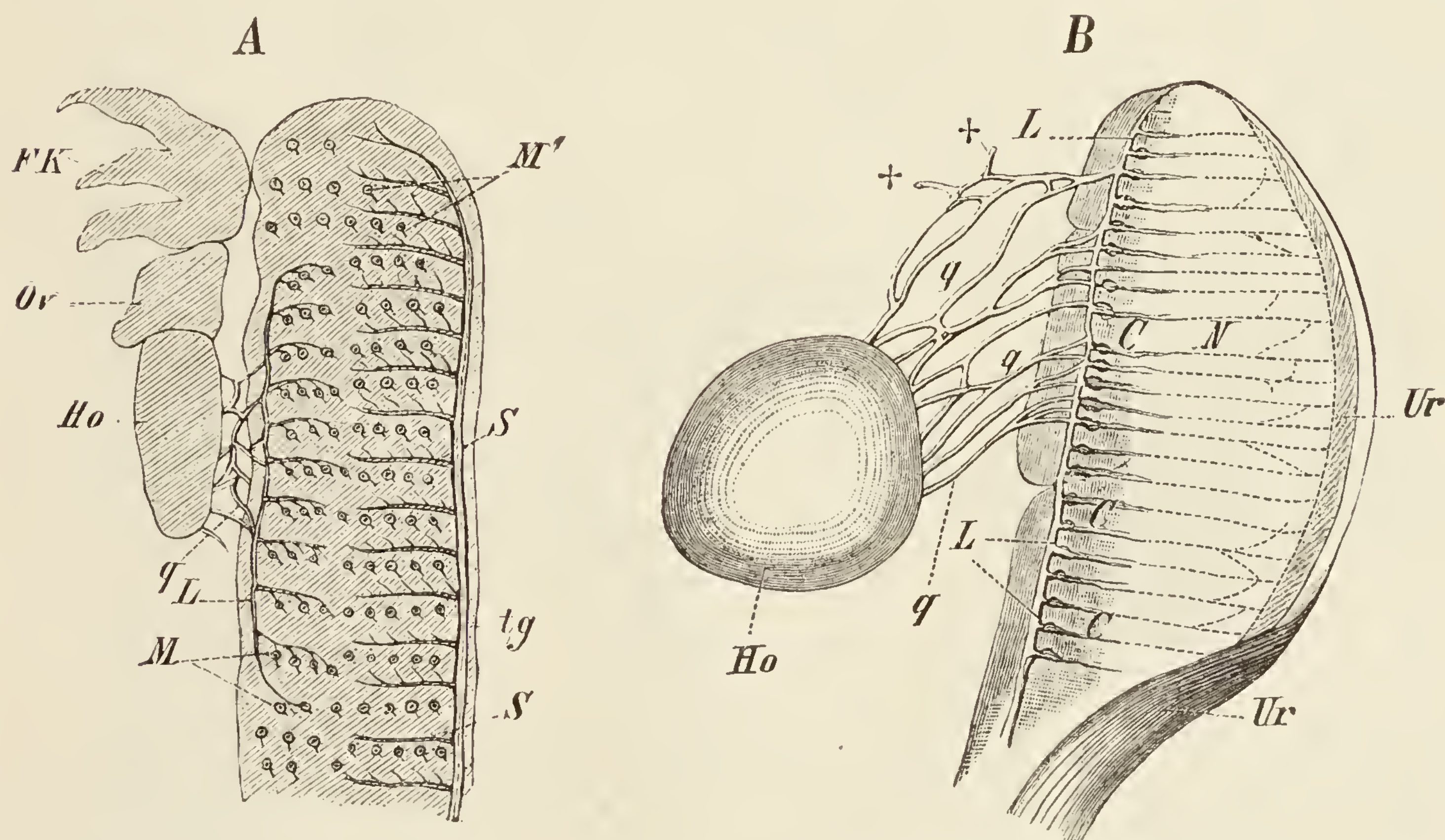


Fig. 591. *A* Hoden und vorderes Nierenende von Bufo cinereus. Nach J. W. Spengel. *B* Hoden und vorderes Nierenende von Rana esculenta. Theilweise schematisirt.

Ho Hoden, *Ov* rudimentäres Ovarium, *q q* Quercanäle des Hodennetzes, bei † † in Fig. *B* blindgeschlossene Ausläufer erzeugend, *L* Längscanal desselben, aus welchem bei *C C* das intrarenale Canalnetz der Niere (*N*) entspringt. Letzteres entsendet zu einer Anzahl von Malpighi'schen Körperchen (*M*) Verbindungsäste, *M*[1] Malpighi'sche Körperchen, welche nicht mit dem Hodennetz verbunden sind, *tg* und *Ur* Harnleiter, in welche die Sammelröhren *S S* einmünden, *FK* Fettkörper.

---

1) Discoglossus ist auch dadurch interessant, dass die Spermatozoen eine Länge von mehr als zwei Millim. besitzen. Davon kommt fast die Hälfte auf den dünnen, korkzieherartig gewundenen Kopf.

2) Farbe, Grösse und Gestalt des Organs schwankt nicht nur nach den einzelnen

mit den Gymnophionen und Urodelen überein, d. h. nur hier wird, indem sich die Vasa efferentia testis zu Malpighi'schen Körperchen begeben, die Niere von Sperma durchflossen (Fig. 591 A).

Bei Rana entspringen aus dem Längscanal des Hodennetzes in kammförmiger Anordnung Quercanäle (*C*, *C*), welche die Nierensubstanz durchsetzen, ohne sich mit Malpighi'schen Körperchen oder deren canalförmigen Fortsetzungen zu verbinden; sie münden vielmehr direct in den Harnleiter (Fig. 591 B, *C*, *C* und *Ur*).

Was den Hoden der übrigen Anuren anbelangt, so sehen wir das eben von Rana geschilderte Bestreben der Vasa efferentia, sich von den intrarenal liegenden Harnwegen zu emancipiren, immer stärker hervortreten.

Bei Bombinator (Fig. 592 A, *ve*, *ve*) endigen die meisten aus dem Längscanal (Fig. 592 A, *L*) kommenden Quercanäle (*ve*, *ve*) blind in der Nierensubstanz und nur die vordersten ergiessen ihren Inhalt schliesslich in den die Niere hakenartig umfassenden Fortsatz des Harnleiters, ohne mit Malpighi'schen Körperchen in Verbindung zu treten (Fig. 592, *lg*[1]).

Bei Alytes ist die Trennung der Harn- und Samenwege noch weiter

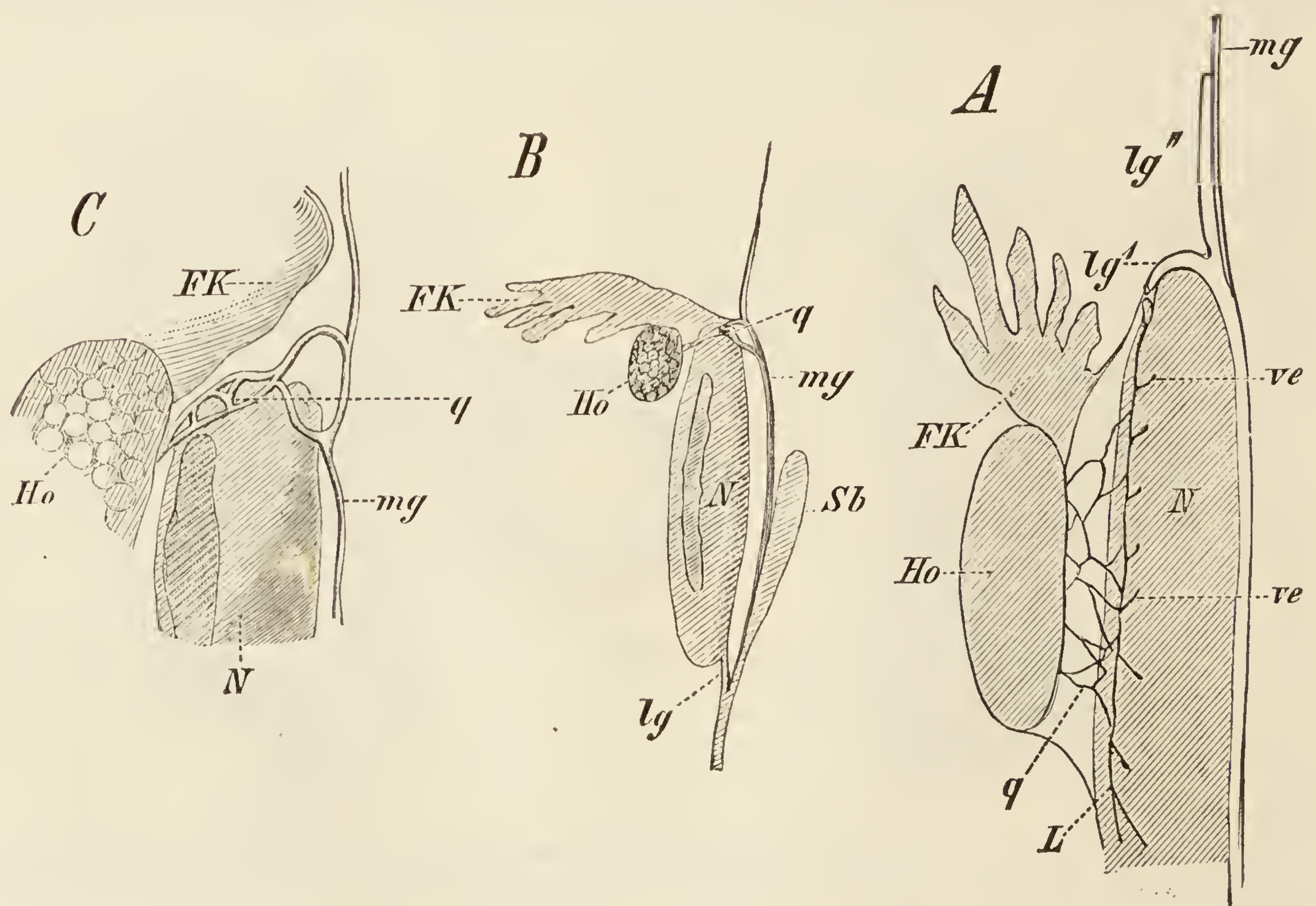


Fig. 592. *A* Hoden und vorderes Nierenende von Bombinator igneus. *B* Linke Niere und Hoden von Alytes obstetricans. *C* Hodennetz von Alytes obstetricans. (Alle drei Figuren nach J. W. Spengel).

Ho Hoden, *N* Niere, *FK* Fettkörper, *mg* Müller'scher Gang, *lg lg' lg''* Leydig'scher Gang (Harnsamenleiter), *Sb* Samenblase, *q* Quercanäle, *L* Längscanal des Hodennetzes, *ve ve* von demselben zur Niere gehende, blind geschlossene Sprossen.

Arten, sondern auch individuell, je nach verschiedenen Jahreszeiten. Nach dem Winterschlaf ist es welk und runzelig; gegen Ende des Sommers erreicht es seinen grössten Umfang, so dass es jetzt dem Hoden an Masse wenig nachsteht. Es kann in mehrere Abschnitte zerfallen.

gediehen, insofern hier das schmale Hodennetz (Fig. 592 B, C, *q*) die Niere nur kreuzt, ohne sich irgendwie mit ihr zu verbinden. Es mündet schliesslich in einen, in der Nähe des lateralen Nierenrandes gelegenen Gang, der sich gegen die Lungenwurzel in einen blind und spitz geschlossenen Canal verlängert (Fig. 592 B, C, *mg*). In der Nähe seines Hinterendes geht eine nach vorne gerichtete Tasche ab (Fig. 592 B, *Sb*), die als Samenblase fungirt.

Hinter der Niere vereinigt sich jener Canal mit dem Ausführungsgang der Niere (*lg*), dem Ureter, zu einem gemeinsamen Gang. Es handelt sich somit in diesem Fall um einen als **Vas deferens** fungirenden **Müller'schen Gang**, welcher mit der Harnleitung gar nichts zu schaffen hat (Spengel).

Was die männlichen Tuben der übrigen Anuren betrifft, so verhalten sie sich ganz ähnlich, wie ich dies von den andern Amphibien bereits geschildert habe, d. h. sie laufen nahe dem lateralen Nierenrand gerade so weit nach vorne, wie die entsprechenden Organe beim Weibchen, und hören zugespitzt auf.

Nicht immer besitzen sie ein freies Lumen, sondern repräsentiren häufig einen soliden Zellstrang.

Am stärksten entwickelt sind sie bei Bufonen, wo ihre Hinterenden, ganz wie bei Weibchen, mit einander verschmelzen und in die Cloake münden. Eine Verbindung mit den Ureteren kommt, abgesehen von Alytes, nirgends mehr vor.

Schliesslich sei noch einmal des sogenannten Fettkörpers gedacht, der bei allen Amphibien in der Nähe der Geschlechtsdrüsen vorkommt und der sich aus adenoider Substanz, Fett, Leukocyten und zahlreichen Blutgefässen aufbaut. Er steht zu den Geschlechtsdrüsen wahrscheinlich in sehr wichtigen physiologischen (ernährenden) Beziehungen, denn nur so lässt es sich erklären, dass die aus langem Winterschlaf erwachenden und viele Monate lang ohne Nahrung geblicbenen Thiere sofort, d. h. häufig schon in den ersten Tagen des Frühlings, Tausende von Nachkommen zu erzeugen im Stande sind. Ganz dasselbe gilt wohl auch für viele Fische und Reptilien. Bei vielen Sauriern erreicht der in der Beckengegend liegende Fettkörper oft einen monströsen Umfang. Bei Schlangen reicht er ungleich weiter nach vorne.

REPTILIEN.

Die das Urogenitalsystem der Anamnia und Amnioten scharf trennenden Punkte habe ich schon in der entwicklungsgeschichtlichen Einleitung hervorgehoben, so dass ich mich gleich zur speciellen Schilderung des Genitalapparates der **Saurier** wenden kann (Fig. 593).

Was zunächst die **Ovarien** (*Ov*) betrifft, so liegen sie ziemlich nahe bei einander, rechts und links von der Mittellinie und zwar nicht immer symmetrisch. Häufig, wie z. B. bei Lacertiliern, liegt das eine (rechte) Ovarium etwas weiter nach vorne als das linke, und dieses asymmetrische Verhalten ist bei Anguis noch viel stärker ausgeprägt. Jedes Ovarium stellt einen vom Bauchfell überzogenen spindelförmigen, fibrösen Sack dar, dessen Lumen von einem reich vascularisirten Netz- oder Balkenwerk durchzogen und von Eiern erfüllt wird [1]). Die Eier

1) Die dadurch entstehenden Kammern sind nach Leydig als Lymphräume zu deuten.

des rechten und linken Ovatiums variiren in einem gewissen Stadium der Entwicklung bezüglich ihrer Grösse; diese Ungleichheit der Ausbildung wird jedoch später wieder eingeholt und ist kurz vor der Loslösung der Eier aus dem Ovarium nicht mehr zu beobachten (M. Braun). Wie bei den Anamnia, so geht auch bei den Reptilien von der persistirenden Ureierfalte die Eifollikelbildung das ganze Leben hindurch vor sich, während dies bei den übrigen Amnioten entweder nur in der Fötalzeit oder, wie bei Säugern, nur noch kurze Zeit nach der Geburt stattfindet.

Wie ich schon in der entwicklungsgeschichtlichen Einleitung bemerkt habe, gehen die Urnierencanälchen bis auf unbedeutende Reste zu Grunde. Letztere liegen, nach Grösse und Form, sowie zwischen rechts und links variirend, stets in einer Reihe zwischen dem Eileiter und der Wirbelsäule und zeichnen sich durch eine graue oder gelbbraune Farbe aus (Fettige Degeneration). Es sind unregelmässige, 0,5—1 mm grosse, langgestreckte Körperchen, neben welchen kleinere Cysten und hie und da auch noch Canalreste vom Wolff'schen Gange und von den Segmentalorganen getroffen werden. Alle diese Bildungen, mit Ausnahme des „goldgelben Körpers" (vergl. das Capitel über die Nebennieren) sind dem Nebenhoden des Männchens homolog. Bei Anguis sind sie viel stärker ausgeprägt als bei Lacerta, und bei Schlangen zeigt sich der Wolff'sche Gang von dem „goldgelben Körper" bis zur Cloake hin in Form eines weissen, vielfach gewundenen Canals, welcher einzelne Quercanälchen (Nebeneierstock) aufnimmt, erhalten. Aehnlichen Verhältnissen begegnet man auch bei Ascalaboten (M. Braun).

Die Oviducte (Fig. 593, *Od*) stellen zwei, im nichtschwangeren Zustande in reichlichen Querfalten liegende, bandartige Canäle vor, welche vorne, etwa in der Höhe des hinteren

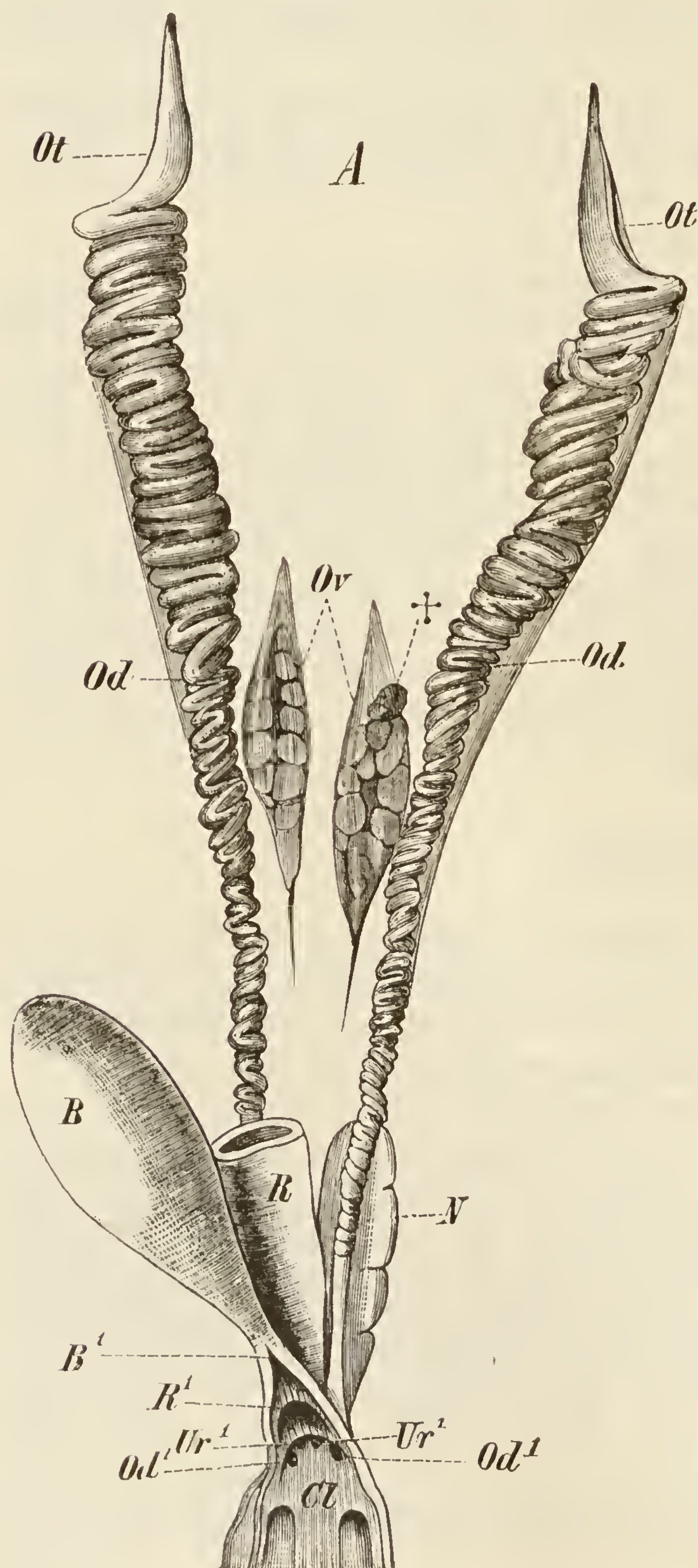


Fig. 593. Weiblicher Urogenitalapparat von Lacerta muralis.

N, *N* Niere, *Ur*[1] Ausmündung des Ureters in die Cloake *Cl*, *B*[1] Ihr Hals (aufgeschlitzt), *R* Rectum, *R*[1] Seine Einmündung in die Cloake, *Ov* Ovarium, † Rest der Urniere, *Od* Oviducte, welche bei *Od*[1] in die Cloake münden, *Ot* Ostium tubae.

Leberendes mit einem weiten Trichter (*Ot*) beginnen. Sie bestehen aus einer fibrösen und einer starken Muskelschicht, welche sich vom lateralen Rand des Eileiters zu einem Band verdickt, wodurch derselbe in die oben erwähnten Querfalten gelegt wird. Befinden sich Eier im Oviduct, so wird letzterer dadurch, dass sich um jedes Ei eine Tasche formirt, förmlich abgekammert und diese Kammerbildung ist bei den Ascalaboten auch im nicht schwangeren Zustand, also bleibend, vorhanden (M. Braun).

Die Mündungen der Oviducte, welche letztere an ihrem hinteren Ende mit der Mastdarmwand bindegewebig verlöthet sind, liegen in einer Bucht der dorsalen Cloakenwand, hinter der Ausmündung des Mastdarmes (Fig. 593, *Od*[1]).

Der laterale Rand des Oviductes ragt frei in die Bauchhöhle, am medialen inserirt sich das von der Medianlinie entspringende, von reichlichen glatten Muskelfasern durchzogene Mesovarium. Die Schleimhaut ist überreichlich, zumal bei Ascalaboten, mit Drüsen ausgestattet, die zur Bildung der Eischale in Beziehung stehen [1]).

Der **Hoden** der Lacertilier (Fig. 594, *Ho*) entspricht in seiner Lage vollkommen der des Ovariums. Er ist von birnförmiger, in der Brunstzeit aber von rundlich-ovaler Gestalt und besteht aus einem Convolut vielfach gewundener Samencanälchen, die durch eine bindegewebige, zellenreiche Zwischensubstanz zusammengehalten werden. Am lateralen Hodenrand, zwischen ihm und dem Nebenhoden liegt der oben schon erwähnte, als Nebenniere zu deutende „goldgelbe Körper“ und an derselben Stelle sieht man 4—5 eng nebeneinander liegende Quercanäle aus dem Hoden heraustreten, welche in den Nebenhoden eintreten (Fig. 594, *Ep*). Letzterer besteht ebenfalls aus vielfach verschlungenen Canälchen, die während der Brunstzeit in Folge des in ihnen enthaltenen Samens eine milchweisse Farbe annehmen und dies gilt auch für das unter zahlreichen, engen Windungen zur Cloake laufende Vas deferens (*Vd*). Die Ausmündung desselben erfolgt, nachdem es sich zuvor mit dem hintersten Ende des Ureters verbunden hat, jederseits auf einer in der dorsalen Cloakenwand liegenden Papille (*p p*).

Wie beim Weibchen, so finden sich auch beim Männchen in der Cloake zwei

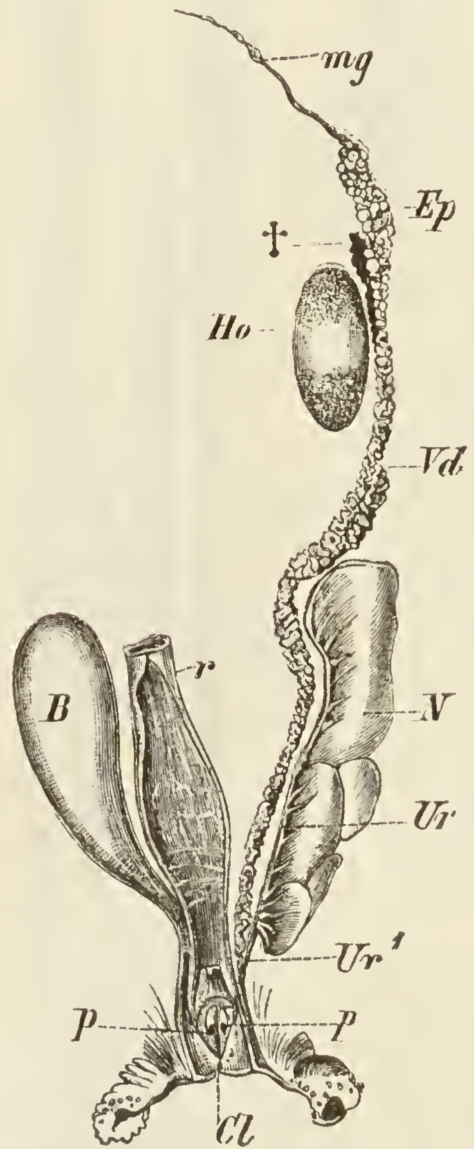
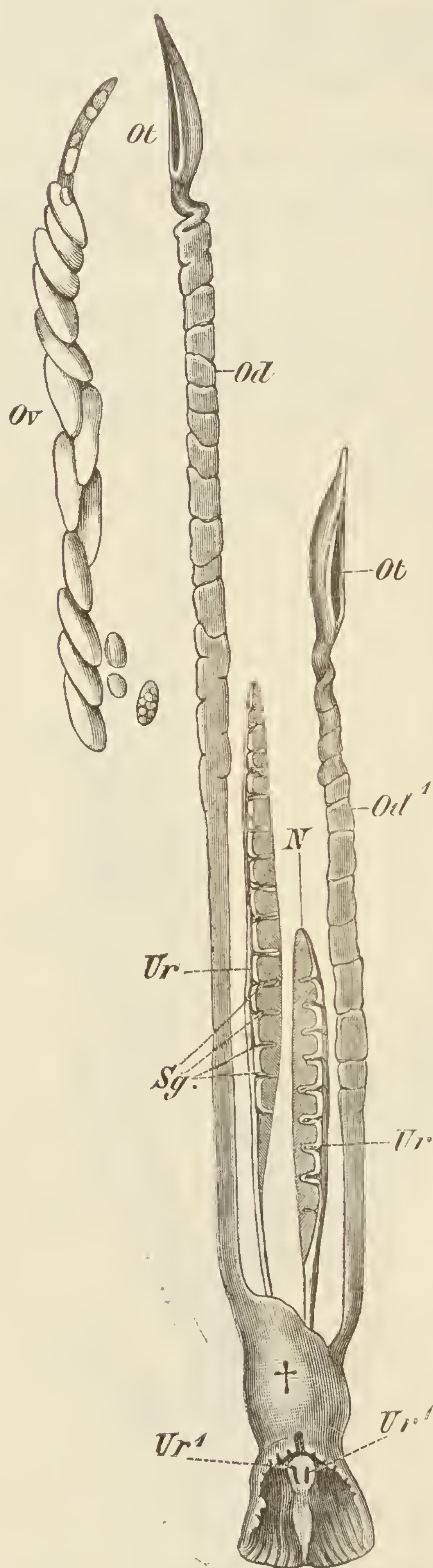


Fig. 594. Männlicher Urogenital-Apparat von Anguis fragilis nach F. Leydig.

Ho Hoden, † der sogenannte goldgelbe Körper (Nebenniere), *Ep* Nebenhoden, *Vd* Vas deferens, *p p* Ausmündung des mit dem Ureter-Ende (*Ur*, *Ur*[1]) vereinigten Vas deferens auf einer Papille der dorsalen Cloakenwand *Cl*, *B* Harnblase, *r* Rectum, *N* Niere, *mg* Rudiment des Müller'schen Ganges.

1) Eine von der Schleimhaut des Eileiters gänzlich getrennte Drüse hat M. Braun in der verdickten Musculatur des hinteren Oviductendes der Ascalaboten nachgewiesen. Sie umfängt den Eileiter als eine nicht ganz geschlossene Spange und mündet in die Cloake aus, als deren Ausstülpung sie zu betrachten ist. Bei Lacerta finden sich zwei Drüsen in der Cloake (Leydig).

Drüsen, wovon die eine in der dorsalen Cloakenwand liegt und einer Prostata verglichen werden kann, während die andere kleinere in der ventralen Wand eingebettet ist und einer Talgdrüse entspricht (Leydig). Sie sind oft offenbar als Erbstücke von den Urodelen zu betrachten (vergl. die accessorischen Geschlechtsdrüsen).



Die männliche Tube (Fig. 594, *mg*) erstreckt sich als ein, zahlreichen individuellen Schwankungen unterliegender, dünner Strang vom Nebenhoden bis zu der Stelle nach vorne, wo sich die Grenze des schwarzen Bauchfellpigmentes befindet. Nach hinten zu ist er nicht weit zu verfolgen und hört in der Regel hinter dem Nebenhoden zugespitzt auf [1]).

Der männliche Geschlechtsapparat der Blindschleiche weicht von demjenigen der Lacertilier principiell nicht ab. Die Hoden liegen wie dort in ungleicher Höhe, sind aber gestreckter, walzenförmiger.

Die Geschlechtsorgane der **Ophidier** (Fig. 595) zeigen von denjenigen der Saurier, wie a priori zu erwarten, nur geringe Abweichungen und auch diese sind fast sämmtlich durch den langgestreckten Körper der ersteren zu erklären. Ich hebe deshalb nur folgende, wenige Punkte hervor.

Die **Eier** schieben sich bei der Reifung, um in der engen Leibeshöhle Platz zu finden, dachziegelartig übereinander und stellen so eine langgegliederte Kette dar, die im Bereich der vorderen Hälfte des rechten Oviductes gelegen ist. Letzterer ist immer ungleich länger als der

Fig. 595. Weiblicher Urogenitalapparat von Coluber viridiflavus.
N Niere der linken Seite. Sie ist wesentlich kürzer als die der rechten Seite, welche auf der Figur nicht besonders bezeichnet ist. *Ur* Ureteren, welche bei *Ur*¹ *Ur*¹ auf einer Papille in die Cloake einmünden. *Sg* Sammelgänge der Niere, *Ov* Ovarium, *Od* Rechter-, *Od*¹ linker Oviduct. Beide confluiren nach hinten zu einem blasigen Hohlraum †, der eine Ausbuchtung der Cloake darstellt, *Ot* Ostium tubae.

1) Wie bei den Amphibien, so begegnen wir, wie oben erwähnt, auch bei Sauriern in weitester Verbreitung Fettkörpern, welche zwischen der vorderen Bauchwand und dem parietalen Blatt des Peritoneums gelagert sind. Sie sind erst in voller Ausdehnung sichtbar, wenn man die ventrale Beckenwand abträgt; sie liegen in nächster Nähe der Geschlechtsdrüsen, erreichen vor dem Eintritt der Brunstzeit die grösste Ausdehnung und stimmen in ihrem Bau mit den Fettkörpern der Amphibien überein.

linke, beide aber besitzen ein weites, lateralwärts schauendes Ostium abdominale, das aber bei dem mir vorliegenden Präparat von Coluber viridiflavus nicht ganz endständig angeordnet ist (Fig. 595, *Ot*). In ihren vorderen Hälften sind beide Eileiter ausserhalb der Brunstzeit in enge Querfalten gelegt; nach hinten zu verlaufen sie gestreckt, verjüngen sich allmälig und senken sich in eine asymmetrisch gebaute, kopfwärts sich erstreckende Ausbauchung der Cloake hinein (Fig. 595, †). Letztere erscheint gegen den rechten Eileiter viel stärker ausgezogen, als gegen den linken, so dass es den Anschein gewinnt, als entstünde die ganze kuppelartige Bildung durch eine blasenartige Erweiterung des hinteren Endes vom rechten Oviduct, in die sich dann der linke erst secundär einsenken würde (Fig. 595, *Od*, Od^1).

In der Regel enthält der rechte Eierstock viel mehr Eier als der linke, welcher ganz rudimentär werden kann. Ebenso wird der rechte Hoden nicht selten umfänglicher angetroffen als der linke; jeder von ihnen liegt vor der Niere seiner Seite und beide besitzen in der Regel eine längliche Gestalt.

Entsprechend dem breiten Habitus der **Chelonier** trifft man ihre Geschlechtsorgane mehr in die Breite entwickelt.

Die **Ovarien** sind mächtige ovale oder auch mehr kuchenartig glatte, stark gekörnte Körper, welche sich unter gegenseitiger Convergenz weit nach hinten gegen die Cloake zu erstrecken. Ein bindegewebiges, von glatten Muskelfasern durchsetztes Balkennetz durchzieht die Follikelmasse und schliesst da und dort Lymphräume ein, ganz ähnlich wie bei Sauriern. Die Mesovarien sind kurz, aber ausserordentlich stark.

Die Oviducte, deren Ostium abdominale nach hinten gerichtet ist, zeigen das uns von dem Eidechsen-Eileiter her bekannte Muskelband viel stärker entwickelt und in Folge dessen erscheint hier die Tube in zwei bis drei grosse Curven zusammengebogen und ist ausserdem noch in zahlreiche Querfältchen gelegt. Die Muskel-, namentlich aber die Drüsenschicht ist gut entwickelt und in manchen Fällen kann letztere die erstere an Dicke um das Neun- bis Zehnfache übertreffen; gegen das hintere Oviductende zu kehrt sich aber dieses Verhältniss um. Hier können die beiden Oviducte äusserlich zusammenfliessen, innen aber bleiben ihre Lumina getrennt und münden in den Hals der Harnblase, der dadurch zu einem Sinus urogenitalis wird.

Van Wyhe hat zum erstenmal bei weiblichen Schildkröten Spuren des Wolff'schen Ganges und der Urnieren nachgewiesen. Bei Emys europaea erstreckt sich jener Gang, längs dem Harnleiter verlaufend, nach vorne zu bis in die Nähe des hinteren Nierenendes, nach hinten zu verliert er sich in die Wand des Oviductes, kurz ehe derselbe ausmündet.

Die länglich-ovalen **Hoden** liegen etwas auswärts von den Nieren und hinter ihnen. Die sehr zahlreichen Vasa efferentia treten aus dem maschigen Gewebe des Hodens in den medianwärts davon liegenden, aus einem Convolut von Schlingen bestehenden Nebenhoden hinüber und aus diesem entwickelt sich, ganz ähnlich wie bei Lacertiliern, das stark gewundene Vas deferens. Alle diese Gebilde, Hoden, Vasa efferentia und Vas deferens werden von einem starken, an organischen

Muskelfasern reichen Bindegewebe umgeben (C. K. Hoffmann). Gegen sein Hinterende, welches dicht neben dem Ureter durch den Hals der Harnblase in den Sinus urogenitalis mündet, nimmt der Samenleiter einen gestreckten Lauf an; dabei ist er mit dem Ureter aufs Engste durch Bindegewebe verlöthet.

Die männlichen Tuben der Schildkröten, welche durch van Wyhe entdeckt wurden, verlaufen in einer Peritonealfalte, die in topographischer Beziehung genau mit jener übereinstimmt, welche beim Weibchen die Oviducte suspendirt erhält. Sie liegt lateral vom Vas deferens und überragt letzteres in der Richtung gegen den Kopf noch eine weite Strecke. In dem von van Wyhe untersuchten Exemplar von Emys europaea war der Müller'sche Gang in der Nähe des Hinterendes vom Vas deferens blind geschlossen, an seinem Vorderende aber stand er durch ein Ostium abdominale in freier Communication mit der Bauchhöhle. Im mittleren Theil desselben war das Canallumen unterbrochen. Aehnliche Verhältnisse trifft man bei den übrigen Schildkröten, doch ist nicht in jedem Fall eine männliche Tube nachzuweisen; sie kann auch vollständig rückgebildet und verschwunden sein.

Unsere Kenntnisse über die Geschlechtsorgane der Crocodilier sind bis jetzt noch so unvollkommene und das mir zu Gebote stehende Untersuchungsmaterial war in so schlechtem Erhaltungszustand, dass ich es für gerathen halte, von einer Schilderung ganz abzusehen.

VÖGEL.

Sie schliessen sich im Bau ihres Geschlechtsapparates aufs Engste an die Reptilien an und die bei letzteren da und dort schon angedeutete Inferiorität des rechten Eierstockes und Eileiters gegenüber dem linken ist hier, in Anpassung an die Grösse der reifen Eier, noch weiter gediehen, so dass also der erwachsene weibliche Vogel in der Regel [1]) nur den linken Eileiter und Eierstock besitzt. In der Embryonalanlage dagegen treten die beiden Hälften noch ganz gleichmässig auf. Der **Eierstock** liegt als ein birn- oder spindelförmiger, zahlreiche Eier umschliessender und deshalb traubig aussehender Sack an der ventralen Fläche der vorderen Nierenhälfte. Derselbe nimmt durch die Reifung der Eier während der Brutzeit einen ganz monströsen Umfang an. Lateralwärts von ihm liegt das weite Ostium abdominale des Oviductes, welcher sich namentlich in seiner hinteren Partie (vergl. die Reptilien) durch eine sehr starke Muskelwand, sowie durch eine bedeutende Falten- und Zottenbildung der Schleimhaut auszeichnet. Die darin eingebetteten, zahlreichen Drüsen sind dazu bestimmt, die Eischale abzusondern.

Ausserhalb der Fortpflanzungszeit fast ganz gerade verlaufend, erscheint der Oviduct während derselben stark gewunden, verlängert und verdickt. Seine Schleimhaut wird von einem Flimmerepithelium überzogen.

Wie bei Reptilien, so finden sich auch bei Vögeln im Aufhängeband des Oviductes zahlreiche glatte Muskelfasern.

Die **Hoden** entsprechen in ihren Lageverhältnissen den Ovarien, und wie diese nehmen sie zur Fortpflanzungszeit bedeutend an Grösse

1) Bei Tagraubvögeln besteht auch der linke Eierstock, allein seine Eier kommen nie zur Reife.

zu. Sie stellen zwei, rechts und links von der Mittellinie liegende, länglich-ovale, glatte Körper dar, welche die dorsal- und medianwärts von ihnen liegenden Nebenhoden zum grossen Theil bedecken (Figur 596, *Ho*, *Ep*). Nach hinten zu tritt das Vas deferens (*Vd*) mit breitem, trichterartigem Anfang hervor, verjüngt sich sehr rasch und läuft dicht neben dem Ureter, entweder ganz gerade oder nur sehr mässig geschlängelt, anfangs auf der ventralen Nierenfläche, später aber frei, hinab zur Cloake, wo es auf einer sehr kleinen, dorsal- und etwas lateralwärts von der Ureterenmündung liegenden Papille (Figur 596, Vd^1) ausmündet. Auch bei den Hoden finden sich hinsichtlich der Grösse häufig Unterschiede zwischen rechts und links und dies gilt auch hinsichtlich der Pigmentirung (Solger).

Die Grösse und Farbe der producirten Eier schwankt nach den verschiedenen Familien ausserordentlich. Die Extreme werden einerseits durch die Eier der Colibris, andrerseits durch diejenigen der Moas und von Aepyornis (Madagascar) dargestellt. Die Eier des letzteren besassen eine Schale von 17—18 Millim. Dicke und eine Capacität von acht Litern, was so viel bedeutet als sechs Strausseneier oder 148 Hühnereier zusammengenommen.

Die Moa's, welche im Beginn der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts im Innern von Neuseeland noch gelebt haben, erreichten eine Höhe von 10—12, ja vielleicht von 14 Fuss (der afrikanische Strauss wird nur 7 Fuss hoch).

Die Jagd auf die Moas wurde seitens der Eingeborenen durch einen Gesang oder ein Gebet, dessen Sinn sich bis auf den heutigen Tag noch erhalten hat, eingeleitet. Die Vögel wurden aus einem Hinterhalt harpunirt, dann umzingelt und der Wald ringsum angezündet. In Folge dessen findet man die Reste in ungeheuren Massen zusammenliegen; so wurden an einem einzigen Punkte 8400 Kilogr. Knochen ausgegraben.

Es waren langsame, stupide Vögel von sesshaftem Character; ihre Nahrung bestand aus verschiedenen Kräutern, vorzugsweise aus einer gewissen Farnwurzel, die sie sich, sei es mit dem Schnabel oder dem Fuss, ausgruben. Sie mögen oft um den Weidegrund gekämpft haben, denn die Eingeborenen gebrauchen heute noch den Ausdruck: „Zwei gegen zwei, wie die Moas."

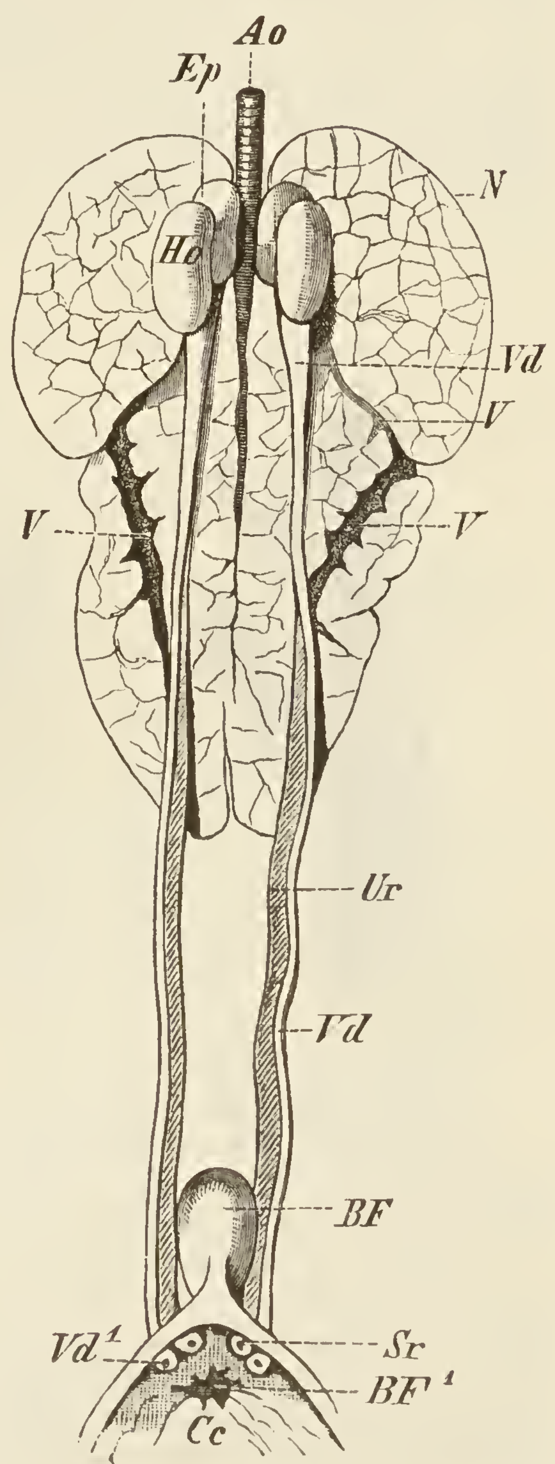


Fig. 596. Männlicher Urogenitalapparat von Ardea cinerea.
N Niere, *Ur* Ureter, der bei *Sr* in die Cl. (*Cc*) mündet. Letztere ist aufgeschnitten. *Ho* Hoden, *Ep* Nebenhoden (Epididymis), *Vd* Vas deferens, welches bei Vd^1 auf einer Papille in die Cloake mündet, *B E* Bursa Fabricii, welche bei BF^1 ebenfalls in die Cloake mündet, *V V* Durch Venen erzeugte Furchen auf der ventralen Nierenfläche, *Ao* Aorta.

SÄUGER.

Die hier überall bestehende innerliche Begattung, sowie die in dem Auftreten einer **Placenta** sich documentirenden innigen Beziehungen zwischen Mutter und Frucht haben zu reicheren Differenzirungen der äusseren und inneren Geschlechtsorgane geführt, als dies bei den übrigen Wirbelthierklassen der Fall ist. Gleichwohl aber treten dieselben nicht plötzlich, nicht sprungweise auf, insofern sich bei den niedersten Formen der Säugethiere, bei den Aplacentalia, d. h. bei den Schnabel- und Beutelthieren, noch manche Anklänge an die Generationsorgane der Sauropsiden ergeben[1]).

Dahin gehört vor Allem die durch Haacke und Caldwell festgestellte Thatsache, dass die Monotremen **Eier** legen, die sich meroblastisch furchen. Dabei ist es von Interesse zu hören, dass während die Bluttemperatur von Echidna für gewöhnlich 23° misst, dieselbe nach der Eiablage etwa um 2° steigt und dass die Temperatur des Beutels zu gleicher Zeit 35° misst. Die Beutelhaut ist dann in Folge der starken Vascularisation stark geröthet (von Lendenfeld).

Auch in der traubigen Beschaffenheit des linkerseits stärker entwickelten Ovariums[2]), die sich übrigens auch bei vielen Nagern forterhält, spricht sich noch eine niedere Entwicklungsstufe aus und dies gilt in gleicher Weise für das Getrenntbleiben der Müller'schen Gänge, die sich an ihrem hinteren Abschnitt zu einem starkwandigen Uterus differenziren. Endlich gehört dahin (bei Monotremen, sowie bis zu einem gewissen Grade auch bei Beutlern und selbst bei Nagern) die Persistenz einer **Cloake**, in welche von der Dorsalseite der Enddarm, von vorne her (etwas lateral) der Sinus urogenitalis und von der Ventralseite (dicht am hinteren, freien Cloakenrand) der das Geschlechtsglied enthaltende Canal einmündet (Fig. 597)[3]).

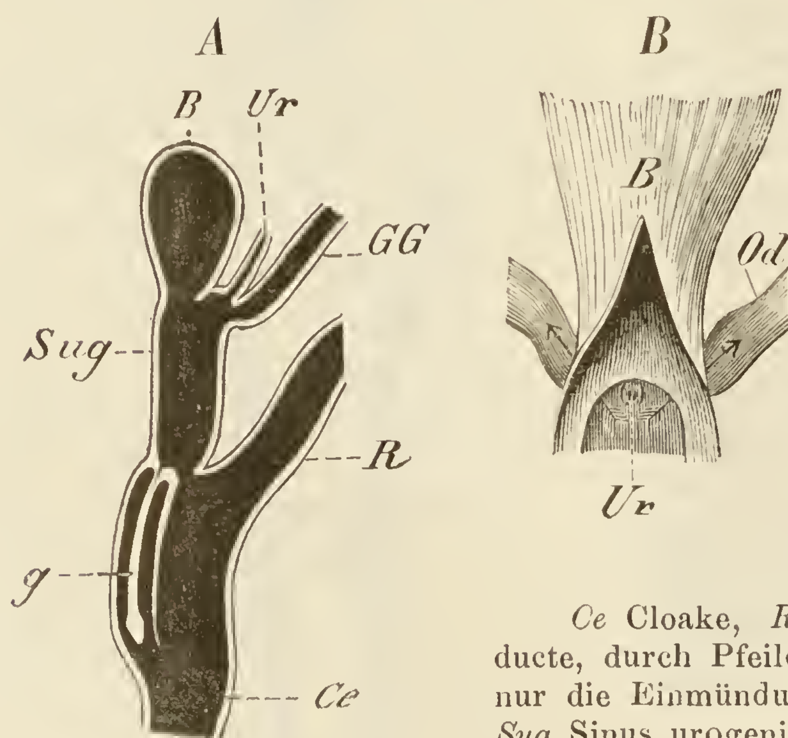


Fig. 597. *A* Profilschnitt durch den Urogenitalapparat der Monotremen. Schema. *B* Oberer Abschnitt des Urogenitalsinus von Echidna, ventralwärts aufgeschnitten.

Ce Cloake, *R* Rectum, *GG* Geschlechtsgang, *Od* Oviducte, durch Pfeile sondirt, *Ur* Ureter, wovon man in Fig. B nur die Einmündung in die Cloake sieht, *g* Geschlechtsglied, *Sug* Sinus urogenitalis, *B* Harnblase.

1) Auch der linke Oviduct ist viel stärker entwickelt und länger als der rechte.

2) Bei den Monotremen ist das Parovarium so gross, d. h. es verhält sich der Wolff'sche Körper, die Urniere, zeitlebens in solcher Ausdehnung, wie dies sonst nirgends mehr bei den Säugern zur Beobachtung kommt (Wiedersheim).

3) Nach Beddard füllt das Ei der Monotremen den Follikel so vollständig aus, wie dies bei niederen Vertebraten der Fall zu sein pflegt. Das reife Ei ist gegenüber den Eiern der übrigen Säuger von enormer Grösse und soll keine Membrana radiata, sondern nur eine einfache blätterige Umhüllungshaut besitzen. Im Innern existirt eine fein granulirte periphere und eine centrale, aus grösseren und kleineren Dotterkugeln bestehende Schicht. Das Keimbläschen mit dem Keimfleck liegt excentrisch.

Diesen höchst primitiven Verhältnissen gegenüber lassen die Marsupialier insofern einen Fortschritt erkennen, als es bei ihnen da und dort zu einer, wenn auch häufig nur äusserlichen Vereinigung der Müller'schen Gänge, sowie zur Entwicklung einer Vagina kommt. Die hier in Betracht kommenden, äusserst mannigfachen Modificationen müssen, da sie z. Th. bei placentalen Säugethieren in embryonaler Zeit auftretende Zustände darstellen, etwas eingehender betrachtet werden.

Zuvor aber soll die überaus wichtige Frage nach der Bildung der Keimzellen einer Discussion unterworfen werden.

Eibildung.

Rechts und links von der Wirbelsäule und zugleich ventralwärts von der Urniere und den in der Anlage begriffenen Geschlechtsgängen springt zu einer gewissen Entwicklungsperiode des Embryos die dorsale Bauchwand wallartig in das Cavum abdominis vor. Auf der freien Oberfläche dieser sogenannten **Geschlechtsleiste** erfährt das Coelomepithel eine Umwandlung und wird zum sogenannten **Keimepithel**. Indem letzteres unter Bildung von Strängen dorsalwärts in das mesoblastische Gewebe einwuchert, entstehen, wie früher schon gezeigt wurde, aus dem proximalen Abschnitt desselben die Anlagen der **Nebenniere** aus dem distalen die sogenannten **Sexualstränge** [1]).

Nachdem letztere auf der Höhe ihrer Entwicklung angelangt sind, kommt es bald zu einem zweiten Schub von Zellen, die ebenfalls aus einer Differenzirung des Coelomepithels (Ureierpolster) hervorgegangen sind und die, bald durch ihren grösseren Umfang von ihrer Nachbarschaft deutlich sich abhebend, als **Ureier** bezeichnet werden. Das Zellenmaterial der Sexualstränge ordnet sich blasenförmig um jene an, schliesst sie ein und bildet auf diese Weise das sogenannte **Follikel-Epithel**- (Granulosa-Zellen), dessen wesentlichste Bedeutung darauf beruht, als Nährmaterial für das Eiprotoplasma zu dienen [2]) (Fig. 598, *U*, *G*). Diese Thatsache ist

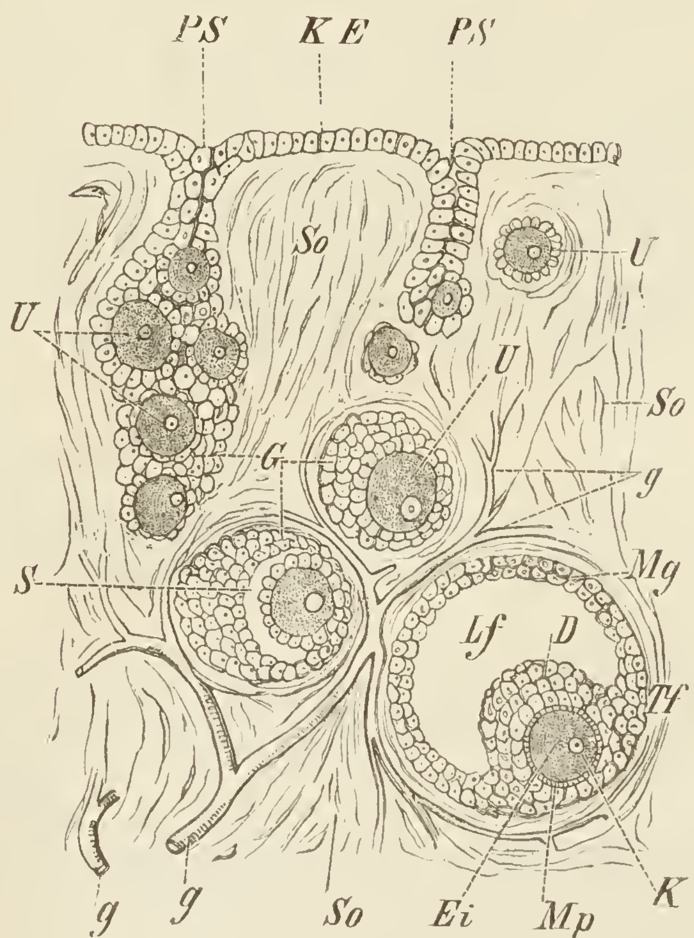


Fig. 598. Entwicklung der Graaf'schen Follikel bei Säugethieren. *KE* Keimepithel, *Ps* Sexualstränge, *So* Stroma ovarii. Letzteres ist von Gefässen *g g* durchzogen. *U U* Ureier, *S* Spaltraum zwischen Granulosazellen und Urei, *Lf* Liquor folliculi, *D* Discus proligerus, *Ei* Fertiges Ei mit seinem Keimbläschen und Keimfleck (*K*), *Mp* Membrana pellucida, *Tf* Theka folliculi, *Mg* Membrana granulosa.

1) Diese Sexualstränge haben entgegen der bisherigen Annahme mit den Urnieren-Canälchen nicht das Mindeste zu schaffen (Bornhaupt, Mihalcovics).

2) D. h. es wird nicht die ganze Follikelzelle ins Ei aufgenommen und nicht etwa assimilirt, wie dies der Amöbenleib gewissen Stoffen gegenüber thut. Es handelt sich

bereits an den Eiern der verschiedensten Säugethiere, sowie auch an denjenigen niederer Vertebraten, wie z. B. der Selachier, erhärtet worden. Die neuesten Beobachtungen hierüber stammen von E. Beddard, dessen Untersuchungen sich auf die Dipnoër erstrecken (vergl. pag. 775).

Ferner gehören dahin die Beobachtungen an zahlreichen Wirbellosen, wie z. B. an Cephalopoden, Arthropoden, Crustaceen etc.

Indem nun die Granulosazellen immer weiter wuchern, bilden sie bald eine mehrschichtige Lage um das Urei und lassen zwischen sich einen Spaltraum (Fig. 598, *S*) entstehen, der von einer, von den Zellen abgeschiedenen Flüssigkeit, dem Liquor folliculi, erfüllt wird (*Lf*).

Durch die Vermehrung des letzteren wird der Follikel immer weiter ausgedehnt und die Granulosazellen liegen nun theils an der Peripherie (Membrana granulosa), theils springen sie, zu einem Hügel (Discus proligerus) angeordnet, weit ins Follikel-Lumen vor (Fig. 598, *D*).

Im Innern dieses Hügels liegt wohlgeborgen das Ei mit seinem Keimbläschen und Keimfleck (Fig. 598, *Ei*, *K*). Es wird von einer durch die anstossenden Discuszellen abgeschiedenen zarten Haut (Membrana pellucida s. vitellina, *Mp*) umhüllt und steht so in Anbetracht des Liquor folliculi unter sehr guten Ernährungsbedingungen. Rings um den Follikel liegt eine reich vascularisirte, aus bindegewebigen und glatten Muskelfasern bestehende Kapsel (Theka folliculi *Tf*).

Die eben beschriebenen, prall gefüllten Follikel treten, wenn sie die nöthige Reife erreicht haben, an die freie Oberfläche des Ovariums, platzen und entleeren so ihren Inhalt in die Bauchhöhle. Hier wird das Ei von dem Flüssigkeitsstrom erfasst, welcher durch die auf den Tuben-Fimbrien, zumal auf der Fimbria ovarica stehenden Flimmerzellen erzeugt wird und gelangt so in die Tuben.

Durch das Platzen des Follikels reissen die Gefässe der Theka ein und es kommt zu einem Bluterguss in die leere Follikelhöhle. Hier wird das Blut durch die wuchernden und später einer fettigen Metamorphose anheimfallenden Zellen des Follikelepithels eingekapselt und das Resultat dieses Involutionsprocesses ist die Bildung des sogenannten **Corpus luteum**, beziehungsweise eine narbige Einziehung der vor der Ovulation ganz glatten Oberfläche des Ovariums.

Samenbildung.

Eine Zeit lang befinden sich die früher schon als Ureier aufgeführten Zellen auf einer geschlechtlich noch indifferenten Stufe der Entwick-

---

also nicht um eine Umformung in Protoplasma, sondern es dient jenes Zellmaterial zur Schaffung des Deutoplasmas, d. h. eines den primären Bestandtheilen der Eizelle ursprünglich fremdartigen Stoffes (Mihalcovics). Auch viele Ureier zerfallen später wieder und dienen ebenfalls als Nährmaterial der überlebenden.

Von Tag zu Tag mehren sich die Thatsachen, dass auch Lymphzellen als Nahrungsmaterial für die Ureier verwendet werden. Den schlagendsten Beweis liefern die Beobachtungen von His und Miescher am Lachseierstock. Seine Lymphgefässe sind strotzend mit Lymphzellen gefüllt und der ganze Follikel ist von einer Schicht derselben umgeben, ebenso finden sich die Lymphzellen zwischen Ei und Follikelmündung, ja sogar im Ei selbst innerhalb der Dotterhaut. Auch beim Huhn und bei andern Wirbelthieren finden sich zahlreiche weisse Blutzellen um den Follikel herum. Auch viele Befunde bei Wirbellosen, wo es sich ebenfalls um Nährzellen handelt, gehören hierher.

Die Zahl der sich anlegenden Ureier ist eine ungeheuer grosse und man hat sie beim geschlechtsreifen Mädchen z. B. auf 36000 in jedem Ovarium berechnet.

lung, so dass man dafür besser den Namen Urkeimzellen setzen würde. Kurz aus jenen, aus einem Differenzirungsprocess des Coelom-Epithels hervorgegangenen Zellen kann beides hervorgehen: weibliche und männliche Keimzellen, Eier und Spermatozoën. Im letzteren Fall, wo es sich also um Bildung eines Hodens, einer männlichen Geschlechtsdrüse handelt, beobachtet man noch, bevor es zur Bildung der eigentlichen Urkeimzellen kommt, ganz genau ebenso, wie dies oben von der Anlage des Ovariums geschildert wurde, die aus dem Keimepithel einwandernden Sexualstränge, aus welchen sich dann die Ausführwege der Hodencanälchen formiren.

Wie sich nun aber die männlichen Urkeimzellen zur Samenbildung und speciell zu den die Samencanälchen auskleidenden Epithelien verhalten, erscheint noch nicht ganz sicher ausgemacht. Nur Eines steht fest, nämlich das, dass die Spermatozoën aus einem intracellular erfolgenden Kerntheilungsprocess jener Epithelien hervorgehen. Der an jedem Spermatozoon unterscheidbare Kopf entstammt sicher stets nur dem Zellkern, während der schwanzartige Anhang sammt der undulirenden Membran seine Entstehung wahrscheinlich dem Protoplasma der Zelle verdankt.

Bezüglich der genaueren Details muss ich auf die im Litteraturverzeichniss aufgeführten Specialarbeiten verweisen und wende mich nun zum Urogenitalapparat der Marsupialier.

Was zunächst die Ovarien der **Marsupialier** betrifft (Fig. 599, 600, *Ov*), so sind sie bald sehr gross, traubig (Phascolomys Wombat), bald kleiner, bohnenförmig, den Uteri fest aufliegend (Didelphys) oder nach Art der Hirngyri gewunden, oder endlich höckerig, runzelig und dabei nierenförmig (Känguruhs).

Bei den Didelphiden, welche sich den Monotremen am nächsten anreihen, treten die Uteri, welche von den stark gewundenen Tuben scharf abgesetzt sind, mit ihren Hinterenden bis zu unmittelbarer Berührung zusammen und sind in der Regel durch ein deutliches Orificium uteri jederseits von einem weiter nach hinten liegenden Abschnitt, den man als Vagina bezeichnet, abgesetzt. Die Vaginae (Fig. 599, **A**, *Vg*) erzeugen eine nach aufwärts sich erstreckende, henkelartige Krümmung, laufen dann nach hinten und senken sich in den langen Urogenitalsinus *(Sug)* ein. Die Ureteren (*Ur*) laufen hier, sowie bei allen übrigen Marsupialiern, wo eine ähnliche Anordnung der Vaginen auftritt, durch das von den letzteren gebildete Thor hindurch zur Blase *(B)*.

Bei Didelphys dorsigera mündet das Rectum mit dem Sinus urogenitalis zusammen in eine kurze Cloake, welche hier deutlicher hervortritt, als bei allen übrigen Marsupialiern, bei denen man meistens einen Damm constatiren kann (Brass).

Bei Phalangista vulpina münden die weit auseinander liegenden Uteri in einen von den beiden Vaginae gebildeten, grossen Blindsack (Fig. 599, **B**, *VgB*), der im Innern durch ein Septum (*Sp*) in eine rechte und linke Abtheilung geschieden wird und der bis an den Sinus urogenitalis herabreicht, ohne übrigens in diesen einzumünden.

Zu einer solchen Einmündung in den Sinus urogenitalis und dadurch gewissermaassen zu einer dritten Vagina kommt es bei Känguruhs

und zwar bei Makropus Benetti und Billardieri. Zugleich ist hier — und dies gilt auch für Makropus giganteus und andere Beutler (Phascolomys Wombat, Hypsiprymnus u. a.), wo es

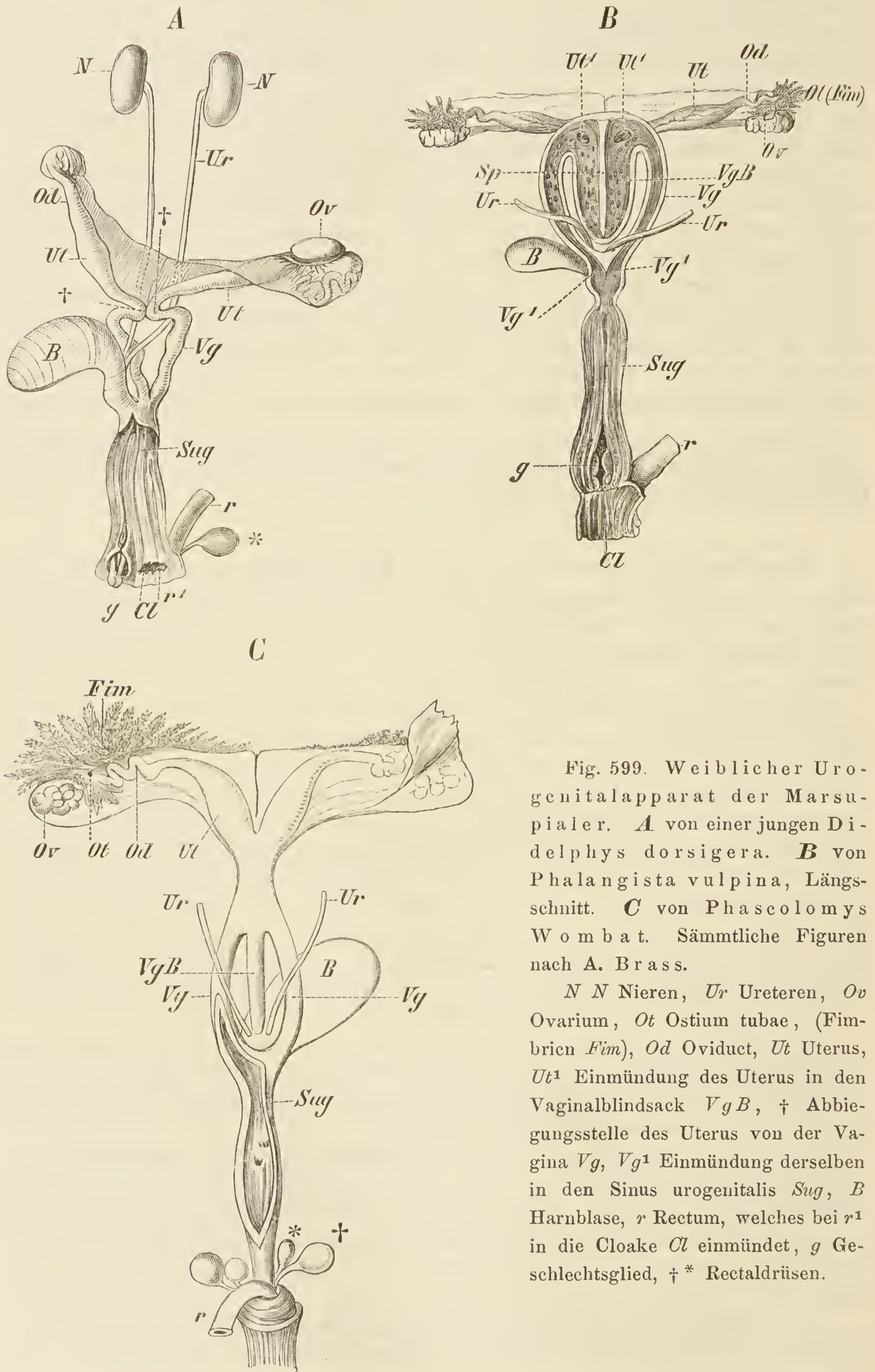


Fig. 599. Weiblicher Urogenitalapparat der Marsupialer. *A* von einer jungen Didelphys dorsigera. ***B*** von Phalangista vulpina, Längsschnitt. ***C*** von Phascolomys Wombat. Sämmtliche Figuren nach A. Brass.

N N Nieren, *Ur* Ureteren, *Ov* Ovarium, *Ot* Ostium tubae, (Fimbrien *Fim*), *Od* Oviduct, *Ut* Uterus, Ut^1 Einmündung des Uterus in den Vaginalblindsack *VgB*, † Abbiegungsstelle des Uterus von der Vagina *Vg*, Vg^1 Einmündung derselben in den Sinus urogenitalis *Sug*, *B* Harnblase, *r* Rectum, welches bei r^1 in die Cloake *Cl* einmündet, *g* Geschlechtsglied, † * Rectaldrüsen.

nicht zur Einmündung in den Sinus urogenitalis kommt — jener Blindsack viel schlanker, zu einem Cylinder ausgezogen. Sein Lumen kann unpaar sein (Macropus giganteus) oder finden sich nur Spuren

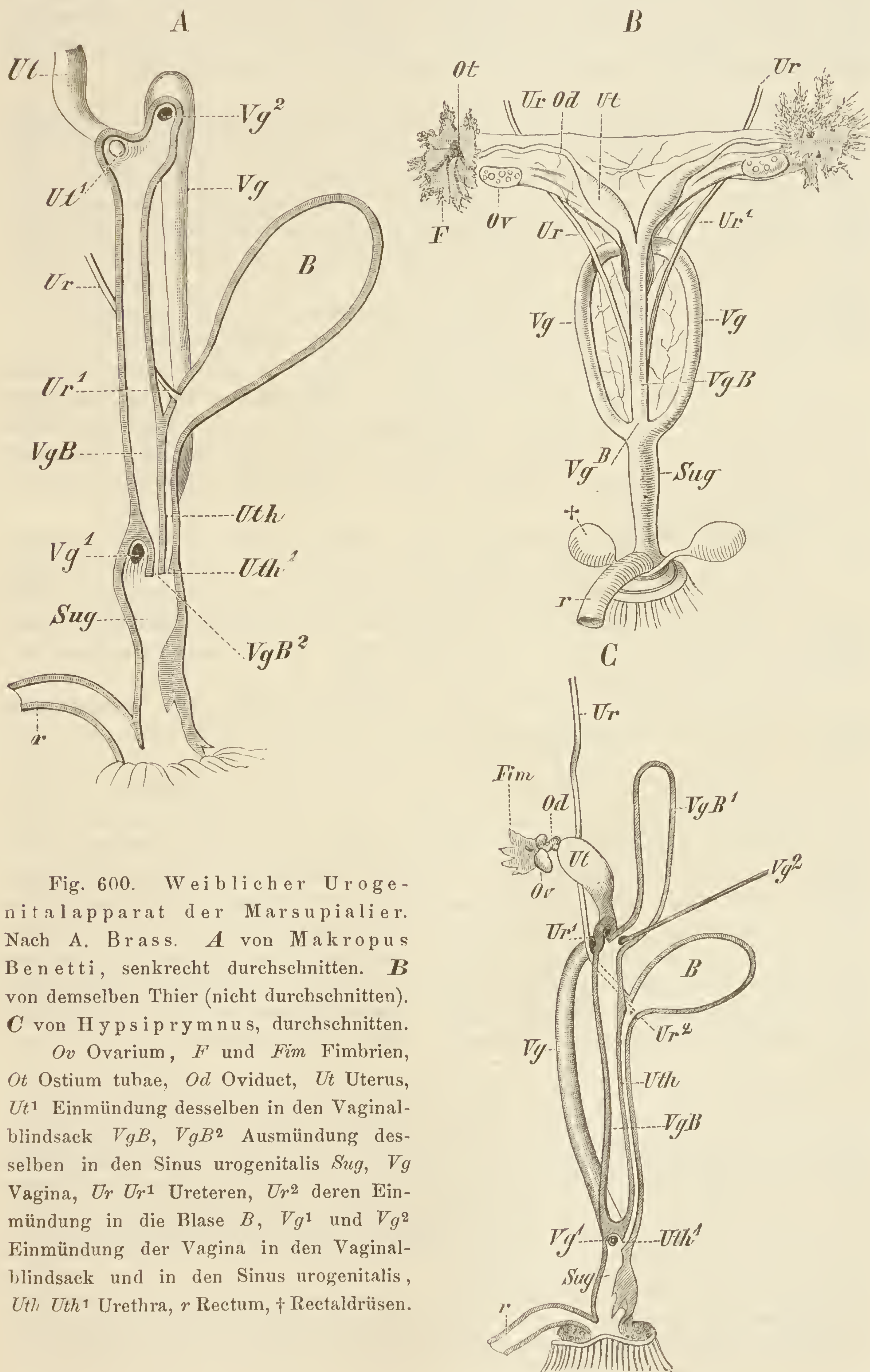


Fig. 600. Weiblicher Urogenitalapparat der Marsupialier. Nach A. Brass. **A** von Makropus Benetti, senkrecht durchschnitten. **B** von demselben Thier (nicht durchschnitten). **C** von Hypsiprymnus, durchschnitten.

Ov Ovarium, *F* und *Fim* Fimbrien, *Ot* Ostium tubae, *Od* Oviduct, *Ut* Uterus, Ut^1 Einmündung desselben in den Vaginalblindsack *VgB*, VgB^2 Ausmündung desselben in den Sinus urogenitalis *Sug*, *Vg* Vagina, *Ur* Ur^1 Ureteren, Ur^2 deren Einmündung in die Blase *B*, Vg^1 und Vg^2 Einmündung der Vagina in den Vaginalblindsack und in den Sinus urogenitalis, *Uth* Uth^1 Urethra, *r* Rectum, † Rectaldrüsen.

eines Septums (Macropus Benetti), oder endlich ist er wie bei Phalangista vulpina durch ein vollständiges Septum in zwei Hälften abgekammert (Hypsiprimnus). Hier bilden die beiden Vaginen nicht nur einen nach abwärts reichenden, sondern auch einen nach aufwärts erstreckten Blindsack, welcher ebenso wie der untere, durch ein Septum in zwei Hälften getheilt wird. Mit dem unteren Blindsack ist die Urethra innig verwachsen (Fig. 599, **B**) [1]).

Alle diese Vaginalblindsäcke sind erst secundär und zwar so entstanden zu denken, dass sich die auf Fig. 598, **A** mit † † bezeichneten knieförmig gebogenen Abschnitte der oberen Vaginaltheile von Didelphys dorsigera immer enger und enger an einander legten uud dann anfingen, gegen den Sinus urogenitalis sich nach abwärts zu erstrecken. Eine derartige Uebergangsstufe ist uns bei Opossum [2]) und Petaurista erhalten. Weiterhin haben wir uns dann eine immer weiter gehende Verwachsung dieser Theile unter einander zu denken, unter gleichzeitiger Verlängerung und schliesslichem Durchbruch in den Sinus urogenitalis.

Was die Form resp. die mehr oder weniger deutlich hervortretende Differenzirung der Uteri betrifft, so herrschen hier in der Reihe der Marsupialier bedeutende Variationen, auf die ich aber hier nicht weiter eingehen will. Dasselbe gilt auch für die am Ostium abdominale tubae liegenden Fimbrien, worüber man die Abbildungen 598 und 599 bei *Fim* vergleichen möge.

Sämmtliche Känguruhs besitzen nur einen kurzen Sinus urogenitalis und der Mehrzahl von ihnen fehlt eine eigentliche Cloake.

Der Urogenitalapparat der Marsupialier ist wie derjenige aller übrigen Säugethiere durch wohl entwickelte, mit glatten Muskelfasern ausgerüstete Bauchfellduplicaturen theils in seinen einzelnen Abschnitten, theils mit der Leibeswand befestigt.

Die da und dort zwischen den Beckeneingeweiden der **monodelphen Säuger** existirenden Einsenkungen werden als Excavatio vesico- und recto-uterina (beim Weibchen), sowie als Excavatio recto-vesicalis (beim Männchen) bezeichnet. Die Bauchfellfalte, welche die Tube umschliesst, und mit welcher auch das Ovarium und Parovarium in Verbindung steht, wird als breites Mutterband (Ligamentum latum) bezeichnet. Dasselbe umschliesst auch zwei strangartige, vom Uterus entspringende, aus glatten Muskelfasern bestehende Gebilde, wovon das eine gegen das Ovarium ausstrahlt (Ligamentum ovaricum s. ovarii proprium), während das andere die vordere Bauchwand durchsetzt (Ligamentum teres) [3]). Bezüglich der Genese und morphologischen Bedeutung aller dieser Gebilde verweise ich auf die entwicklungsgeschichtliche Einleitung. Wie beim Darm das Mesente-

1) Die Bedeutung der dritten Vagina resp. des vaginalen Blindsackes ist keineswegs klar. Man weiss nicht, ob die Frucht in letzteren zu liegen kommt, oder ob sie gar, falls ein Durchbruch in den Sinus urogenitalis erfolgt, durch die dadurch entstehende dritte Vagina ausgestossen wird. Jedenfalls aber spricht die starke Muskulatur dieses Theiles dafür, dass er bei der Ausstossung der Frucht eine Rolle spielt, ebenso sicher aber ist, dass er auf die monodelphen Säuger nicht vererbt wird.

2) Nach Selenka fehlen bei der Entwicklung von Opossum alle Zottenbildungen und die Ernährung des Foetus geschieht lediglich durch osmotische Aufnahme der Uterin-Lymphe durch das Chorion.

Die sehr lockere Anheftung des Eies (am Fruchthof) geschieht mittelst Verklebung der persistirenden Zona radiata.

3) Dieses entspricht zusammt dem Ligamentum ovarii proprium dem Gubernaculum Hunteri des Mannes.

rium, so dient beim weiblichen Geschlechtsapparat das Ligamentum latum als Träger der Gefässe und Nerven. Dieselben sind vorzugsweise für das Ovarium [1]) bestimmt und treten an jener Stelle in das Organ hinein, wo dasselbe an der Hinterseite des Ligamentum latum angewachsen ist. Nur hier, am Hilus ovarii, greift das Bauchfell (Ligamentum latum) etwas auf den Eierstock über, während seine ganze übrige Fläche nur von einem Cylinder-Epithel (**Keim-Epithel**) überzogen ist (Waldeyer). Unter demselben liegt eine fibröse Haut, die sogenannte Tunica propria oder albuginea, und von dieser strahlen feine Ausläufer ins Innere des Organes hinein und umhüllen die Graaf'schen Follikel. Letztere liegen mehr an der Peripherie des Organs, während sich im Innern ein bindegewebiges, von glatten Muskelfasern, sowie von zahlreichen Nerven und Gefässen durchzogenes Gewebe findet (Substantia corticalis und medullaris ovarii).

Was nun fernerhin die über den Marsupialiern stehenden **monodelphen Säugethiere** betrifft, so ist vor Allem zu constatiren, dass hier die Ureteren nie mehr jene Stellung zu den Müller'schen Gängen erkennen lassen, wie wir sie bei den Marsupialiern getroffen haben. Stets werden die Müller'schen Gänge, mögen sie sich vereinigen oder getrennt bleiben, lateralwärts von den Ureteren umgriffen.

Weitaus in der grösseren Mehrzahl der Fälle kommt es bei den monodelphen Säugern zu einer Verschmelzung des hinteren Abschnittes der Müller'schen Gänge, zu einer unpaaren Vagina. Ein Sinus urogenitalis ist nicht immer vorhanden und eine Cloake existirt in der Regel nur in der Embryonalzeit.

Die ausserordentlich variable Form des Uterus beruht theils auf seiner Anpassung an die Frucht, theils auf dem verschiedenen, fortschreitenden Verschmelzungsprocess der beiden Müller'schen Gänge. Danach kann man zwei völlig getrennte, mit zwei getrennten Oeffnungen in die Vagina einmündende Uteri (Fig. 601 **A**) unterscheiden (**Uterus duplex**), oder befindet sich nur im Innern ein Septum (**B**) und die Einmündung geschieht durch eine einzige Oeffnung (**Uterus bipartitus**). Beides kommt bei Nagern und auch bei manchen Chiropteren vor. In andern Fällen — und dahin gehören die Cetaceen [2]), Pinnipedia, Perissodactyla, Insectivora, Artiodactyla, Proboscidea, Lamnungia, Carnivora und Prosimiae — ist der Uterus einfach, läuft aber nach vorne zu in zwei Hörner aus, die sich in die Tuben fortsetzen (**C, Uterus bicornis**). Diese Hörner unterliegen nach Form und Länge sehr starken Variationen, und wenn sie ganz fehlen, so ist der einfache Uterus der Affen und des Menschen erreicht (**Uterus simplex**). In diesem Fall zeigt sich dann das primitive Verhalten der Müller'schen Gänge nur bei den Oviducten, in der Längsleiste des Cervix uteri und der Vagina (Columnae rugarum) conservirt (**D**). Das Uebergangsglied dazu bilden die Chiropteren. Doch kommt auch hier schon ein einfacher Uterus vor.

Bei manchen Säugern, wie auch beim Menschen, findet sich an der

1) Die Ovarien bleiben nur selten an ihrem locus nascendi liegen, sondern rücken mehr oder weniger weit gegen das kleine Becken herab („Decensus ovarii").

2) Bei allen Cetaceen ist die Tube stets sehr weit; bei Hyperoodon rostratus hat das Ostium tubae einen Umfang von 72 Centimetern.

Mündungsstelle der Scheide in den Sinus urogenitalis eine sehr vielgestaltige Schleimhautfalte (**Hymen**). Sie entspricht in topographischer Beziehung, wie in der entwicklungsgeschichtlichen Einleitung schon auseinandergesetzt wurde, dem Colliculus seminalis (Caput gallinaginis) des männlichen Geschlechtes.

In der Nachbarschaft der Ovarien, der Oviducte und des Uterus liegen die unter dem Namen des **Parovariums** bekannten Reste der Urniere. Es

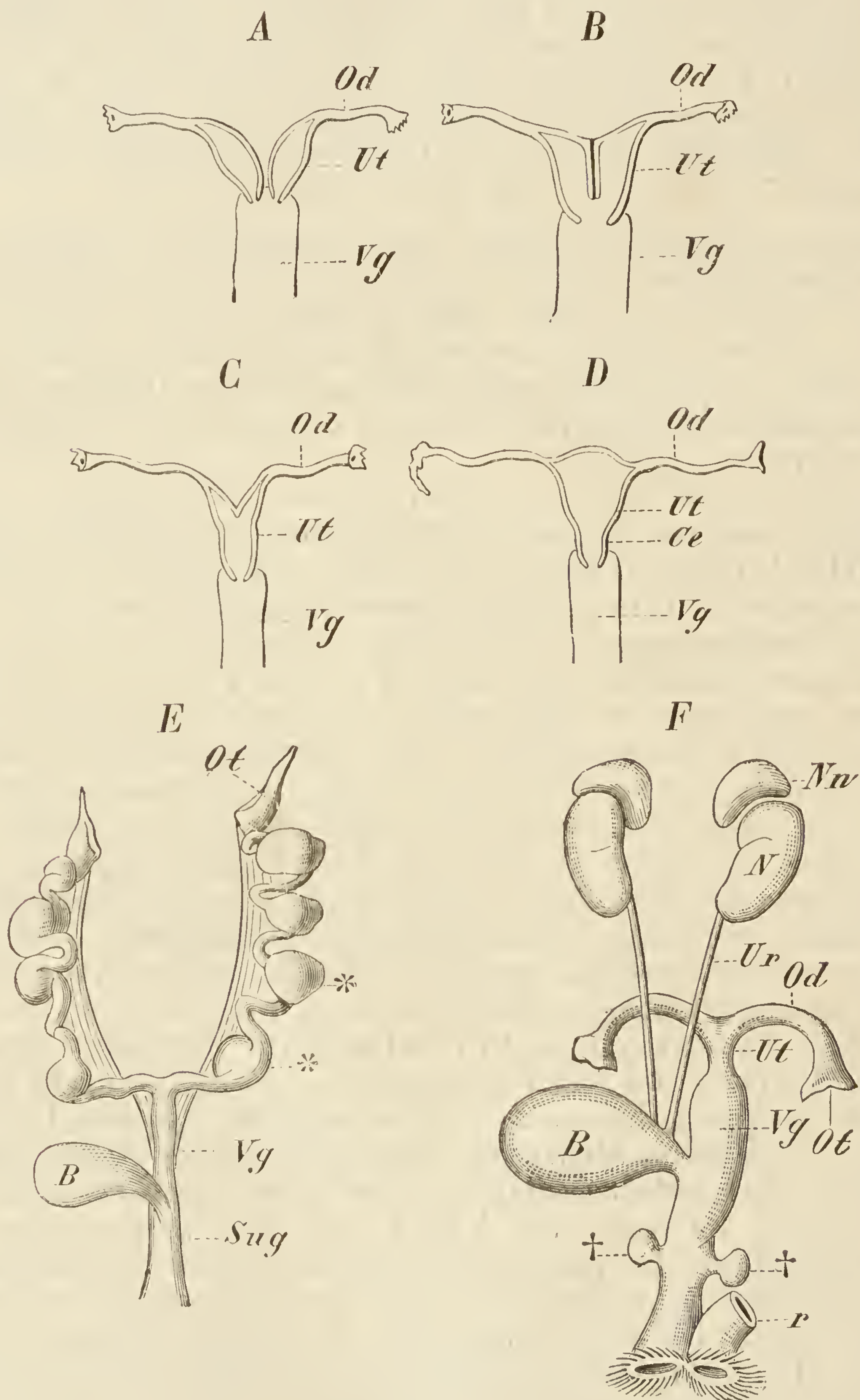


Fig. 601. Verschiedene Uterusformen. ***A, B, C, D*** Vier Schemata für die verschiedenen Grade der Verschmelzung der Müller'schen Gänge. ***A*** Uterus duplex, ***B*** U. bipartitus, ***C*** U. bicornis, ***D*** U. simplex.

E Weibl. Urogenitalapparat einer Mustelina mit Embryonen (* *) im Uterus, ***F*** vom Igel.

Od Oviducte, *Ut* Uterus, *Vg* Vagina, *Ce* Cervix uteri, *Ot* Ostium tubae, † † Accessor. Geschlechtsdrüsen, *r* Rectum, *Sug* Sinus urogenitalis, *N*, *Nn* Nieren und Nebennieren, *Ur* Ureteren, *B* Harnblase.

handelt sich in der Regel um kleine, blindgeschlossene, von Flimmerepithel ausgekleidete Schläuche, die unter sich Netze bilden, die aber auch durch einen Sammelgang mit einander in Verbindung stehen können.

Auf ein wichtiges physiologisches Verhalten der Uterusschleimhaut bei Schafen hat R. Bonnet aufmerksam gemacht. Die beim Ei schon erwähnte Ernährung durch Leukocyten wird auch nach dem Eintritt des Eies in den Uterus noch aufrecht erhalten und zwar in der praeplacentalen wie auch noch in der placentalen Periode. Das geschieht so, dass sich die weissen Blutzellen zwischen den Epithelien der Uterusschleimhaut und der Uterindrüsen (ganz wie in der Darmschleimhaut) durchdrängen. Dazu kommt, dass die Cilien der Drüsenzellen allmälig bis zum Fundus der Drüsen hinab verloren gehen, und dass die Zellen dann nur noch zur Fettausfällung dienen. Das zur Ausfällung des Fettes nöthige Plasma wird aus den während der ganzen Schwangerschaft strotzend gefüllten Capillaren geliefert. Weiteres Fett entsteht sicherlich auch durch den fettigen Zerfall der weissen Blutkörperchen. So bildet sich also eine aus weissen Blutkörperchen (resp. deren Zerfallsproducten) und aus Fett bestehende Schicht, die sogenannte „Uterinmilch“, die oft wie eine rahm- oder eiterartige Masse zwischen Uteruswand und dem Ei getroffen wird. Die Ektodermzellen des letzteren nehmen nach Auflösung der Zona pellucida oder besser des Prochorions die kleinsten Theilchen jener Schicht activ auf und zeigen sich oft dicht erfüllt davon.

Am besten — es handelt sich nämlich dem Uterus gegenüber um gar kein specifisches Epithel — fasst man die Drüsen des Uterus gar nicht als solche, sondern nur als eine Aussackung, d. h. als eine Oberflächenvergrösserung der Uterusschleimhaut auf. Bei dem Eintritt des Eies in den Uterus vergrössern sie sich und dadurch vergrössert sich die Oberfläche für die Ausfällung aus dem transsudirten Blutplasma einerseits und für die Leukocytenpassage anderseits.

Diese Schilderung der Absonderung der Uterinmilch und der in ihr vorkommenden zelligen Elemente (Leukocyten) erinnert in mehr als einer Hinsicht an die von Rauber gegebene Darstellung von der Absonderung der wirklichen Milch. Rauber schreibt dabei den Leukocyten eine hervorragende Rolle zu und statuirt ein Princip der Ernährung des Eierstockeies, des befruchteten Eies im Uterus und der Frucht nach der Geburt, des Säuglings. Bilden nämlich nach Ausstossung der Frucht die Nabelgefässe nicht mehr die Bahn der Ernährung, so werde die ganze Menge weisser Blutkörper nach der Haut, nach der Milchdrüse geworfen und dort kürzere oder längere Zeit dem Säugling zugeführt.

Bei Echidna bilden die Reste der Urnieren ein das Ovarium an Ausdehnung übertreffendes Convolut und münden in den das ganze Leben persistirenden Wolff'schen Gang, welcher sich zum Sinus urogenitalis begibt. Dieser auch bei andern weiblichen Säugern persistirende Urnierengang wird, wie oben erwähnt, mit dem Namen des Gartner'schen Ganges bezeichnet.

Unter denselben Gesichtspunkt, wie das Parovarium, fallen gewisse, hie und da auftretende, über die Oberfläche des Ovariums sich erhebende Anhängsel. Sie sind keulenförmig, gestielt trichterartig geöffnet und am Rande ausgefranst, oder sind sie geschlossene, von Flimmerepithel ausgekleidete Bläschen von sehr verschiedener Grösse und Form. Auch jene Trichtermündungen sind von Flimmerzellen bekleidet, wodurch sie an die Nephrostomen der Vorniere der Anamnia erinnern (M. Roth).

Bei allen diesen Gebilden lässt sich stets eine Verbindung mit irgend einem Parovarialcanal nachweisen. Ihre Homologa sind die unter dem Namen Hydatiden bekannten, meist bläschenförmig gestalteten Anhängsel des männlichen Nebenhodens (vergl. Fig. 604, **G**, **H**).

Das Marsupium.

Im Anschluss an den weiblichen Geschlechtsapparat will ich einer Einrichtung gedenken, welche zwar nur auf eine einzige Ordnung der Säugethiere, nämlich auf die **Marsupialier**, die ihren Namen davon führen, beschränkt ist, welche aber ihrer nahen Beziehungen zur Fortpflanzung wegen für die genannte Thiergruppe von der allergrössten Bedeutung ist, ich meine das durch eine Duplicatur der Bauchhaut gebildete **Marsupium**, den **Beutel**. Derselbe ist zur Aufnahme des in total unreifem Zustand zur Welt kommenden Jungen bestimmt und vermittelt so einen länger dauernden Connex zwischen Mutter und Frucht.

Sein erstes Auftreten documentirt sich schon in sehr früher Jugend unter der Form zweier, symmetrisch zur Linea alba angeordneter Längsfalten des Integumentes. Diese legen sich auch bei Männchen an und fassen das Scrotum zwischen sich, bleiben aber rudimentär (O. Katz)[1]). Sie sind hier als Erbstück vom Weibchen her aufzufassen.

Hie und da findet sich auch durch eine von der dorsalen Mittellinie einspringende Längsfalte eine paarige Anlage des Marsupialraumes. Je nach der Lebensweise des Thieres ist die Oeffnung des Beutels nach vorn oder nach hinten gerichtet. Ersteres ist z. B. der Fall bei den kletternden, beziehungsweise aufrechtstehenden, d. h. auf die Hinterbeine und den Schwanz sich stützenden Beutelthieren, letzteres trifft man fast bei allen Perameles-Arten. Bei diesen steht nämlich in Folge der langen Hinterbeine die Sacralgegend höher als der Kopf, so dass der Nutzeffect für das im Beutel befindliche Junge hier wie dort klar vor Augen liegt.

In den Beutelwänden liegt ein vom Becken entspringender, als Sphincter der Oeffnung wirkender Hautmuskel. Nur die dorsale, das Zitzenfeld tragende Wand des Beutels ist frei von quergestreifter Muskulatur.

Bei beiden Geschlechtern ist der nach O. Katz zum System des M. transversus gehörige **Musculus cremaster** mächtig entwickelt. Er tritt durch den Leistencanal, strahlt in das Drüsenfeld aus und wirkt als Compressor der Milchdrüssen, was um so nöthiger ist, weil die Jungen in viel zu unreifem Zustand geboren werden, als dass sie schon selbständige Saugbewegungen machen könnten. Bei Männchen bewahrt der Cremaster seinen primitiven Zustand und läuft, das Vas deferens rinnenförmig umhüllend, wie bei placentalen Säugern, ins Scrotum hinab und strahlt in die Tunica vaginalis propria aus.

Was die **männlichen Geschlechtsorgane** der **Säuger** betrifft, so stimmen die **Hoden**, wie oben schon auseinandergesetzt wurde, bezüglich ihres locus nascendi mit den Ovarien überein, und wie letztere

1) Bei Thylacinus findet sich zeitlebens ein rudimentäres Marsupium.

so sind auch sie fast immer einer Wanderung unterworfen. Während sich diese aber bei den Ovarien höchstens bis ins kleine Becken erstreckt, kann sie beim Hoden weiter gehen, d. h. letztere können hier im sogenannten **Leistencanal (Canalis inguinalis)** durch die vordere Bauchwand hindurch gehen und in einen beutelartigen Anhang der hypogastrischen Region, in den **Hodensack (Scrotum)**, gelangen. Dabei stülpen sie die Bauchdecken und in erster Linie das Bauchfell vor sich her, wodurch ein von letzterem gebildeter Canal, der sog. **Canalis vaginalis** entsteht. Dieser kann kurz vor oder nach der Geburt obliteriren oder erhält sich eine Communication mit dem Cavum peritonei das ganze Leben hindurch, in welchem Fall dann der Hoden durch die Wirkung eines Hebemuskels, des Cremasters (ausgestülpte Fasern des M. obliquus internus und transversus abdominis), zur Brunstzeit wieder in die Bauchhöhle zurückgezogen werden kann (Nager, Marsupialier, Chiropteren, Insectivoren u. a.).

Dieses Verhalten, d. h. die Wanderung des Hodens in ein Scrotum, kommt nur bei einer beschränkten Zahl von Säugern zur Beobachtung; bei vielen bleibt er innerhalb der Bauchhöhle liegen und wird hier entweder in der Nähe seines locus nascendi (Monotremen) oder unterhalb der Nieren (Cetaceen, Hyrax, Elefant, verschiedene Edentaten), oder in der Leistengegend der Bauchwand angetroffen (Tylopoden, die meisten Nager, manche Carnivoren).

Das Srotum entsteht aus einer paarigen, die primitive Urogenitalöffnung umgebenden Hautfalte, die den Labia majora der weiblichen Scham entspricht[1]).

Die Grösse der Hoden ist bei verschiedenen Säugern eine sehr verschiedene und steht durchaus nicht im Verhältniss zur Körpergrösse; der Hoden eines Schafbockes ist z. B. fast so gross wie der eines Stieres. Einen, im Vergleich mit der Körpergrösse geradezu monströsen, Umfang gewinnen die Hoden der Ratte, des Igels und des Ebers. Die Gestalt der Hoden ist im Allgemeinen eine ovale, mit einer mehr oder weniger ausgesprochenen Compression von einer Seite zur andern, doch kommen auch Ausnahmen vor.

Stets ist der Hoden von einer Albuginea umhüllt, deren Stärke sich durchaus nicht proportional zur Grösse des Hodens verhält (Fig. 602, *A*). Sie schickt Trabekeln ins Innere hinein, welche die Samencanälchen in läppchenartige Portionen sondern, und verdickt sich an einer Stelle zu dem, vom Rete Halleri durchsetzten

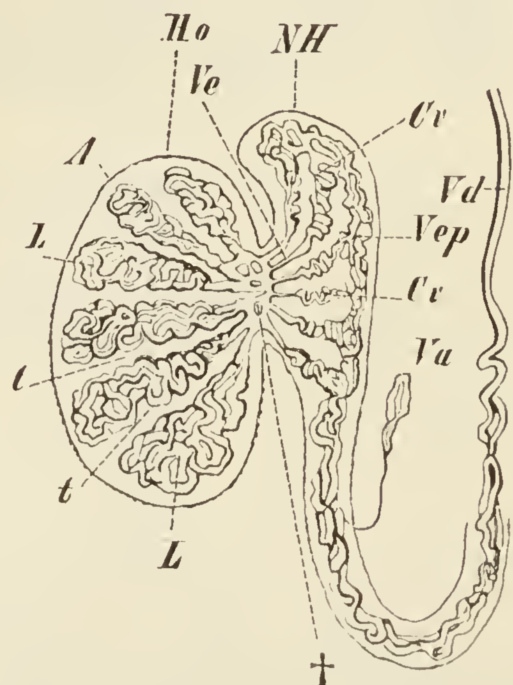


Fig. 602. Schematische Darstellung des Säugethierhodens.
Ho Hoden, *NH* Nebenhoden, *Vd* Vas deferens, *A* Albuginea des Hodens, welche nach einwärts die Trabekeln *t*, *t* und das Corpus Highmori (†) erzeugt, *L*, *L* Läppchen der Samencanäle, *Ve* Vasa efferentia (Rete Halleri), *Cv* Coni vasculosi, die durch den Sammelgang *Vep* unter einander verbunden werden, *Va* Vas aberrans.

1) Bei Marsupialiern liegt das Scrotum vor dem Penis.

Corpus Highmori. Unter dem Rete Halleri versteht man die aus den einzelnen Hodenläppchen herauskommenden und in den Nebenhoden übertretenden Canäle (*Ve*).

Wie sich nun die einzelnen Hoden bezüglich der Form und Lage (central oder peripher) des Corpus Highmori unterscheiden, so thun sie dies auch in Bezug auf die Trabekeln, d. h. auf die Septa des Hodens (Fig. 602, *A*, *t*). Letztere können nämlich ausserordentlich stark oder nur spurweise entwickelt sein, ja sie können sogar ganz fehlen, wie z. B. beim Igel und der Maus. Die von den Septa eingeschlossenen Fächer haben bald eine pyramidale, bald eine polyedrische Form.

Der **Nebenhoden,** in welchen die aus dem Corpus Highmori hervorkommenden Vasa efferentia sich einsenken (Fig. 602, *Ve*), besteht aus mehr oder weniger zahlreichen, durch einen Sammelgang (Vas epididymidis, *Vep*) unter einander verbundenen Knäueln, die in der menschlichen Anatomie mit dem Namen der Coni vasculosi bezeichnet werden (*Co*). Dass dieselben aus dem Urnierensystem hervorgegangen sind, haben wir schon früher constatirt und es ist nur noch hinzuzufügen, dass auch das sogenannte Vas aberrans Halleri unter denselben Gesichtspunkt fällt.

Kurz, bevor die Vasa deferentia in die Harnröhre resp. in den Sinus urogenitalis ausmünden, wachsen aus ihnen Drüsenbildungen hervor, die man als **Samenblasen** bezeichnet. Sie erreichen bei Nagern und Insektenfressern eine ganz excessive Entwickelung, zeigen eine traubige, buchtige, vielfach gelappte Aussenfläche und fungiren theils als Aufbewahrungsorte für den Samen, theils secerniren sie einen Saft, der sich dem Sperma beimischt und vielleicht zur Diluirung desselben dient (Fig. 603, *Sb*).

Jenseits der Einmün-

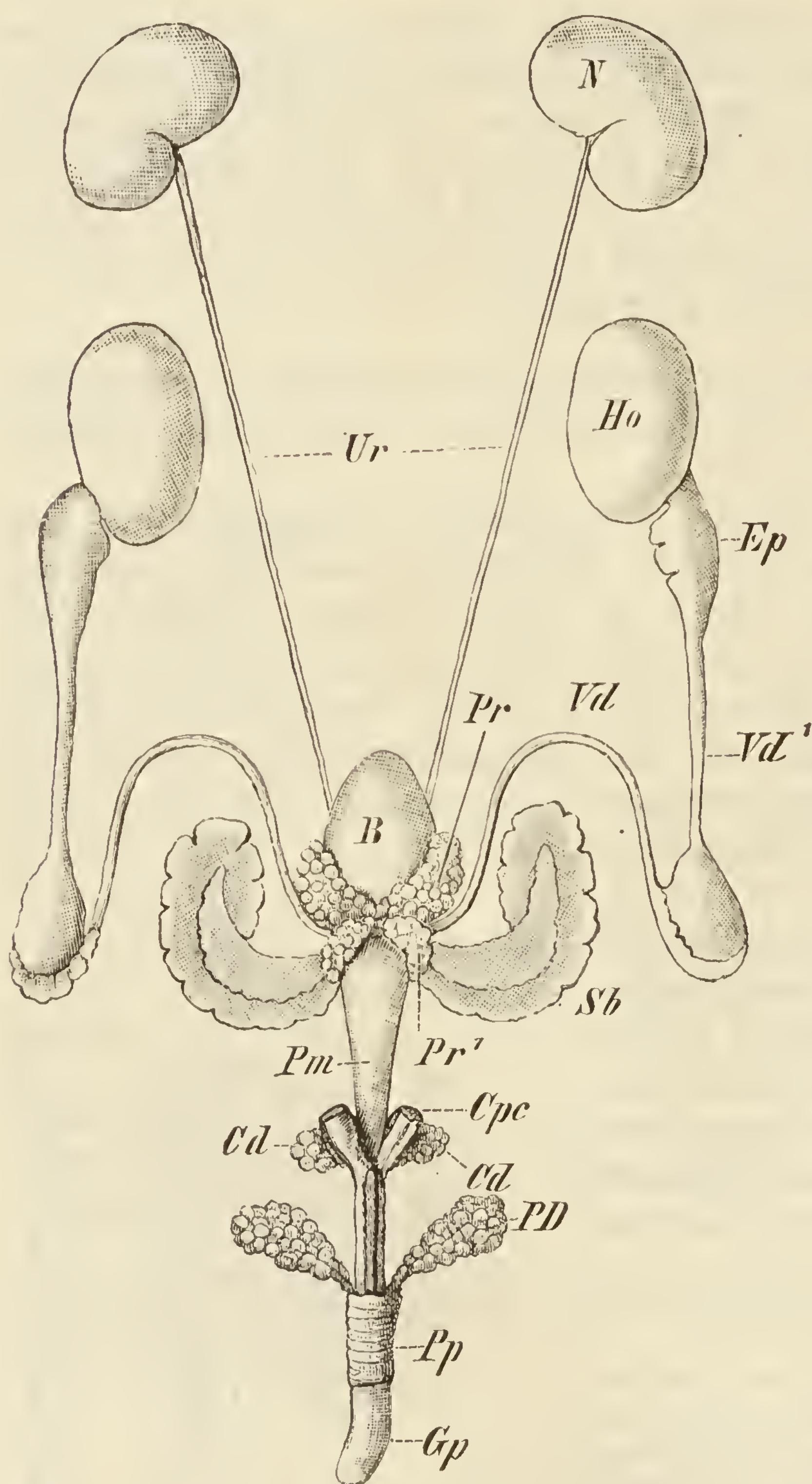


Fig. 603. Männlicher Urogenital-Apparat des Igels.
N Niere, *Ur* Ureter, *B* Harnblase, *Pm* Pars membranacea der Harnröhre, *Cpc* Corpora cavernosa, *Pp* Praeputium, *Gp* Glans penis, *PD* Praeputialdrüsen, *Cd* Cowpersche Drüsen, *Pr*, *Pr*¹ Die verschiedenen Lappen der Prostata, *Sb* Samenblasen, *Ho* Hoden, *Ep* Epididymis, *Vd*, *Vd*¹ Vas deferens.

dungsstelle dieser Vesiculae spermaticae werden die Samenleiter als **Ductus ejaculatorii** bezeichnet. Ausser ihnen münden bei manchen Säugern Rudimente der Müller'schen Gänge in den Sinus urogenitalis. Am ansehnlichsten sind diese Gebilde bei Nagern und bestehen entweder aus einer paarigen oder unpaaren Ausbuchtung, die dem untersten Theil der embryonalen Tuben, also der späteren Vagina des Weibchens, entspricht. Aus diesem Grund ist der in der menschlichen Anatomie gebräuchliche Namen Uterus masculinus fallen zu lassen und durch **Vagina masculina** zu ersetzen. Die Ausmündung liegt in der Regel auf der Dorsalwand des Sinus urogenitalis zwischen den Mündungen der Ductus ejaculatorii, und beim Menschen ist die 8—18 Mill.m lange Vagina masculina von einem Drüsenorgan, der sogenannten **Vorsteherdrüse** (**Prostata**) umschlossen (Fig. 603, *Pr Pr*[1]). Dieses Organ entsteht von der Schleimhaut des Sinus urogenitalis aus als eine, bei Thieren häufig paarige, gelappte Masse, die einen sehr bedeutenden Umfang erreichen kann. Bei manchen Säugern, wie auch beim Menschen, wird die Drüse durch mehr oder weniger zahlreiche Schläuche gebildet, die durch eine starke organische Muskulatur vereinigt werden, woraus dann ein äusserlich glatter, den Sinus urogenitalis zwingenartig umfassender Körper resultirt.

Die Ausmündungen der Prostata liegen sämmtlich in der Schleimhaut des Sinus urogenitalis, in der Nähe der Mündungen der Ductus ejaculatorii und der Vagina masculina.

Begattungsorgane.

Aeussere Begattungsorgane, im Sinne der höheren Wirbelthiere, finden sich in der Reihe der Fische nicht einmal spurweise vertreten, allein bei Cyclostomen, und zwar speciell bei dem Männchen von **Petromyzon** findet sich gleichwohl eine Bildung, die einem ausstülpbaren, unpaaren Penis auf den ersten Blick sehr ähnlich sieht. Bei genauerer Prüfung erkennt man aber, dass es sich dabei um eine Ausstülpung der Leibeshöhlenwandung, gewissermaassen um die röhrenartige Verlängerung eines Porus abdominalis handelt, und ob eine Copulation stattfindet, ist nicht sicher constatirt.

Die Ausstülpung geschieht mittelst eines besonderen Muskels, der, als ein Derivat der Urwirbel, vielleicht mit der Beckenflossenmusculatur der übrigen Fische, in specie mit derjenigen der Selachier homologisirt werden kann (Dohrn).

Was die **Selachier** selbst betrifft, so werden hier, wie ich dies bei der Lehre vom Skelet schon kurz erwähnt habe, gewisse modificirte Abschnitte der Bauchflossen als Copulationsorgane verwendet. Sie wurden erst in neuerer Zeit durch K. R. Petri einer genaueren Untersuchung, namentlich auch hinsichtlich der Frage nach ihrer Function, unterworfen und ich will kurz die Ergebnisse derselben mittheilen.

Es handelt sich dabei um bestimmte Umbildungen desjenigen Abschnittes der Bauchflossen, wo in deren hinterem Abschnitt der laterale Besatz normal gebildeter Flossenstrahlen aufhört.

Die Organe, welche bis jetzt von den verschiedensten Autoren die allermannigfachsten Bezeichnungen erfahren haben, werden von Petri **Pterygopodien** oder **Flossenfüsse** genannt.

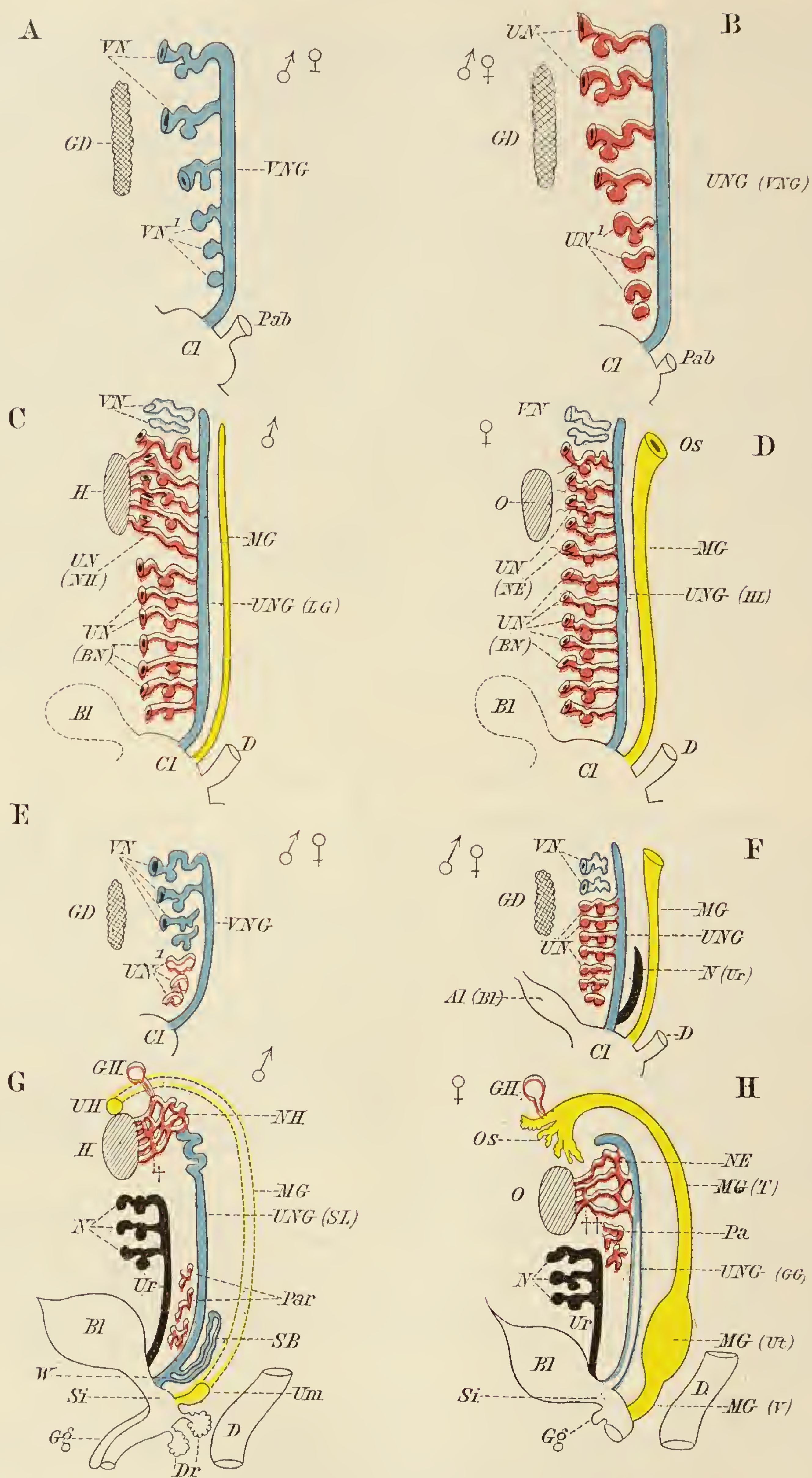


Fig 604. Schematische Uebersicht über den Urogenitalapparat der Wirbelthiere.

A und ***B*** Vornieren- und Urnieren-System der Fische, ***C*** und ***D*** der

Amphibien, *E* und *F* der Amnioten in foetalem d. h. in geschlechtlich noch nicht differenzirtem Stadium, *G* und *H* der Amnioten in erwachsenem Zustand (♂ Mann, ♀ Weib).

VN Vorniere, *VN*¹ Dieselbe noch in der Anlage begriffen, *VNG* Vornierengang, *UN* Urniere, bei *UN*¹ noch in der Anlage begriffen, *NH*, *NE* Derjenige Theil der Urniere, der zum Nebenhoden und Nebeneierstock wird, *Par*, *Pa* Rudimente der Urniere: Paradidymis und Paroophoron, † Rete et Vasa efferentia testis, †† Ein diesen Gebilden homologes Netzwerk am Hilus ovarii, *GH* Gestielte Hydatide (†† und *GH* stellen ebenfalls Rudimente der Urniere dar), *BN* Derjenige Theil der Urniere, welcher bei Amphibien (und Selachiern) zur sogenannten Becken-Niere wird, *UNG* Urnierengang, welcher bei männlichen Amphibien (und Selachiern) zum Harnsamenleiter oder Leydig'schen Gang (*LG*), bei weiblichen zum Harnleiter (*HL*) wird. Bei den Amnioten männlichen Geschlechts wird daraus der Samenleiter (*SL*), im weiblichen Geschlecht der Gartner'sche Gang (*GG*), *SB* Die aus dem Urnierengang auswachsenden Samenblasen, *W* Weber'sches Organ, *MG* Müller'scher Gang, der sich bei Säugern in die Tuba (*T*), den Uterus (*Ut*) und die Vagina (*V*) differenzirt, *Os* Ostium abdominale tubae, *UH* und *Um* Ungestielte Hydatide und Uterus masculinus (Rudimente des Müller'schen Ganges), *N* Die aus dem Urnierengang auswachsende definitive Niere (Metanephros) der Amnioten, sammt dem Ureter (*Ur*), *Al* Allantois aus der die Harnblase (*Bl*) hervorgeht, *Si* Sinus urogenitalis, *Gg* Geschlechtsglied, *GD* Geschlechtsdrüsen, *Cl* Cloake, *D* Enddarm, *Pab* Pori abdominales.

Das System der Vorniere ist in blauem, das der Urniere in rothem, das der definitiven Niere der Amnioten in schwarzem, das des Müller'schen Ganges in gelbem Ton gehalten. Die noch in indifferentem Zustand befindlichen beiden Geschlechtsdrüsen sind in verschiedener Richtung schraffirt.

So sehr auch die äussere Form derselben nach den verschiedenen Plagiostomen-Arten wechselt, so handelt es sich doch stets: erstens, um einen lateral oder etwas dorsal liegenden, halboffenen Canal, der durch das Vorhandensein einer Drüse bedingt ist und zur Beförderung des Sekretes derselben dient, und zweitens um eine variirende Anzahl von beweglichen Knorpelstückchen, welche eine Dilatation des Pterygopodiums ermöglichen. Alle Knorpel des hinteren Abschnittes des Pterygopodiums gruppiren sich um einen Hauptstab, der selbst wieder gegliedert sein kann (Torpedo, Scyllium, Acanthias), und der als Fortsetzung der Basalia des Flossenstammes zu betrachten ist. Die Knorpel stehen unter der Herrschaft von Muskeln, die als eine Fortsetzung der Flossenmusculatur aufzufassen sind und die nach ihrer Function in zwei Gruppen, in Flexoren und Dilatatoren zerfallen. Letztere vermögen den beweglichen Knorpelcomplex des hinteren Abschnittes auszubreiten und so den Umfang des Pterygopodiums zu vergrössern. Die Retraction der einzelnen Knorpel aus ihrer ausgebreiteten Stellung besorgt eine

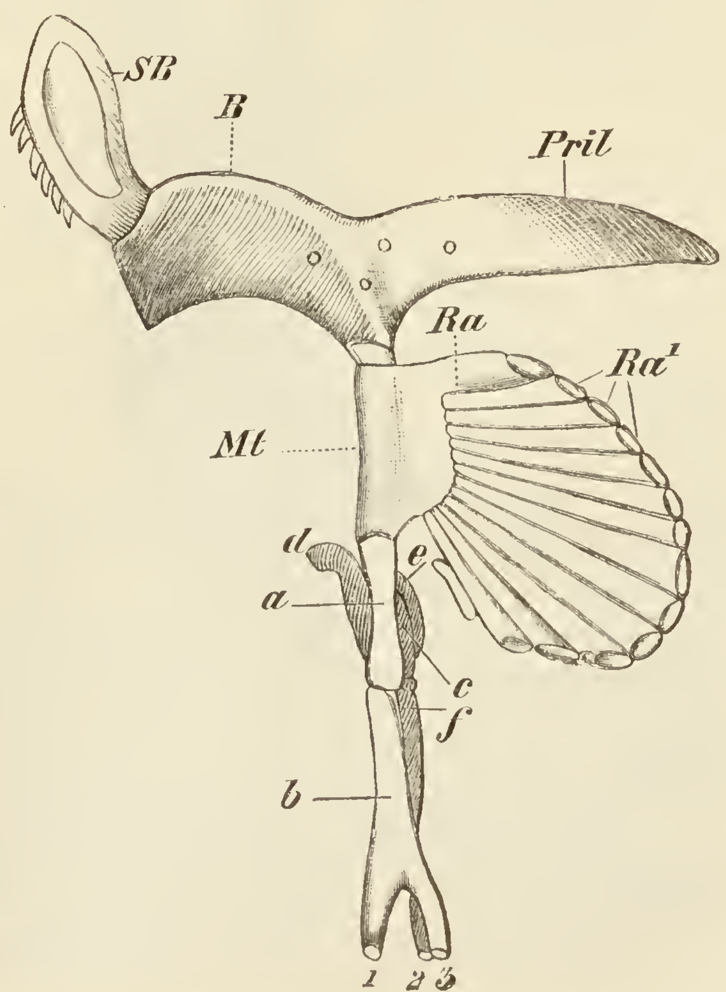


Fig. 605. Beckengürtel und Bauchflosse einer männlichen Chimaera monstrosa. Ventrale Ansicht. Nach Davidoff.

B ventraler, *Pril* dorsaler Beckentheil (Processus iliacus), *SB* Sägeplatte, *Mt* Metapterygoid, *Ra* Randstrahl (Propterygium), *Ra*¹ Radien des Metapterygoids, *a*—*f* Gliedstücke des Basalanhanges, 1, 2, 3 Endglieder des zweiten Stückes (*b*) vom Basalanhang.

elastische Membran, die den oben erwähnten Halbcanal auskleidet.

Die einen lang gestreckten, von einer quergestreiften Ring- und Längsmusculatur umgebenen Schlauch darstellende Pterygopodiendrüse liegt ventralwärts auf der von den Flossenstrahlen gebildeten Fläche und ist bei Haien aus einer sackartigen Einsenkung des Integumentes hervorgegangen zu denken. Bei Rochen handelt es sich um eine zusammengesetzte, tubulöse Drüse, die in ihrem histologischen Bau lebhaft an die Bürzeldrüse der Vögel erinnert. Das talgige Sekret der Pterygopodiendrüse dient ohne Zweifel dazu, die äussere Rauheit des Pterygopodiums und die Schärfe der Knorpelkanten zu vermindern; sie stellt also ein Schutzmittel dar.

Die Innervirung der Pterygopodien geschieht von denselben Spinalnerven aus, welche auch die Flosse versorgen; auch die Blutgefässe sind beiden gemeinsam.

Das Pterygopodium, welches nur den männlichen Plagiostomen in voller Ausbildung zukommt, dient in erster Linie als dilatatorisches Organ bei der Begattung und bei Rochen ausserdem auch noch als Locomotionsorgan. Der Knorpelcomplex wird, nachdem ihm durch die Flexoren eine geeignete Stellung gegeben ist, in zusammengeklapptem Zustand, also bei reducirtem Umfang, so weit in die Cloake eingeschoben, dass die hintersten und jetzt die vordersten Knorpelstäbe bis in die Mündungen der Eileiter gelangen. Jetzt tritt die Wirkung der Dilatatoren in Kraft und das Organ wird nach Art gewisser chirurgischer, auf denselben Effekt berechneter Instrumente ausgebreitet, wodurch natürlich die Oeffnung der Eileiter vergrössert

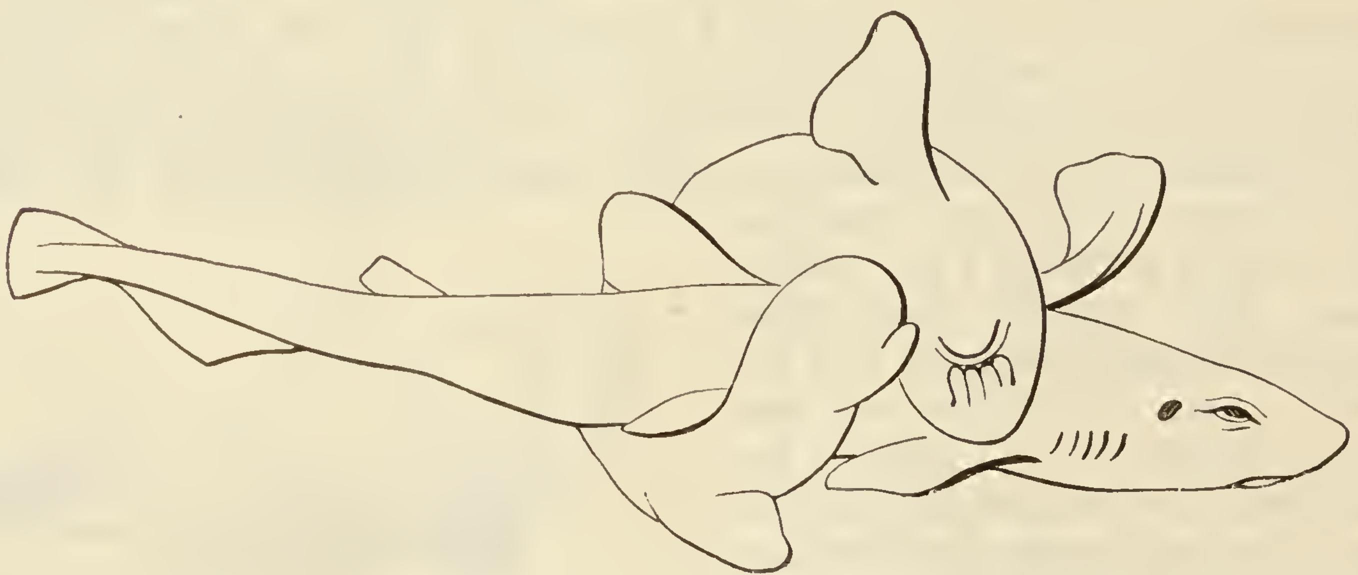


Fig. 606. Zwei Katzenhaie, in der Begattung begriffen. Nach H. Bolau.

wird. Zugleich vermag das Männchen das Weibchen, wie dies von Bolau im Hamburger Aquarium bei Scyllium catulus (Fig. 606) beobachtet worden ist, näher an sich heranzuziehen. Die Papille des Männchens, auf welcher die Samenleiter ausmünden, wird aus der Cloake hervorgestülpt, zwischen den Pterygopodien hindurchgepresst und der Samen in die Cloake des Weibchens ergossen. Von hier vermag er leicht in die erweiterten Eileitermündungen einzudringen.

Nach vollendeter Begattung klappt der Knorpelapparat durch die Elasticität seiner Häute wieder zusammen und wird herausgezogen.

Beim Männchen der brasilianischen Teleostier-Gattung Girardinus

ist die Analflosse durch die Entwicklung eines terminalen Zangenapparates und anderer Modificationen zu einem Copulationsorgan umgebildet, womit sich das Männchen während der Begattung am Weibchen festhält (H. v. Jhering).

Von anderen Gattungen mit ähnlichen Einrichtungen ist bei Knochenfischen wenig bekannt; so kommen z. B. bei manchen Cyprinodonten Umbildungen der Analflossen vor.

Unter den **Amphibien** tritt bei manchen Urodelen an der Dorsalwand der Cloake eine **Papille** auf, die vielleicht als erste Andeutung eines äusseren Begattungsorganes im Sinn der höheren Wirbelthiere zu deuten ist. In welcher Art und Weise und ob sie überhaupt bei der Begattung eine Rolle spielt, ist nicht sicher constatirt. Wahrscheinlich handelt es sich bei jenen Urodelen, wo, wie z. B. bei Salamandra, ein Amplexus beobachtet ist, um ein Umfassen der weiblichen Cloake von Seiten der zur Brunstzeit ausserordentlich vergrösserten, stark angeschwollenen Cloakenlippen des Männchens. In hohem Maasse erectil ist der lang ausgezogene, männliche Cloakenkegel von Euproctus Rusconii (Triton platycephalus), der bei beiden Geschlechtern vorhanden ist und sich nach hinten oder zugleich auch nach oben gegen die Schwanzwurzel öffnet. Er ist aus einer Vergrösserung der die längsgeschlitzte Cloakenöffnung umgebenden Lippen der übrigen Urodelen hervorgegangen zu denken (Wiedersheim).

Einzig und allein in der Reihe der Gymnophionen (Fig. 607, **A**, **B**) existirt bei den Männchen ein wirkliches äusseres Be-

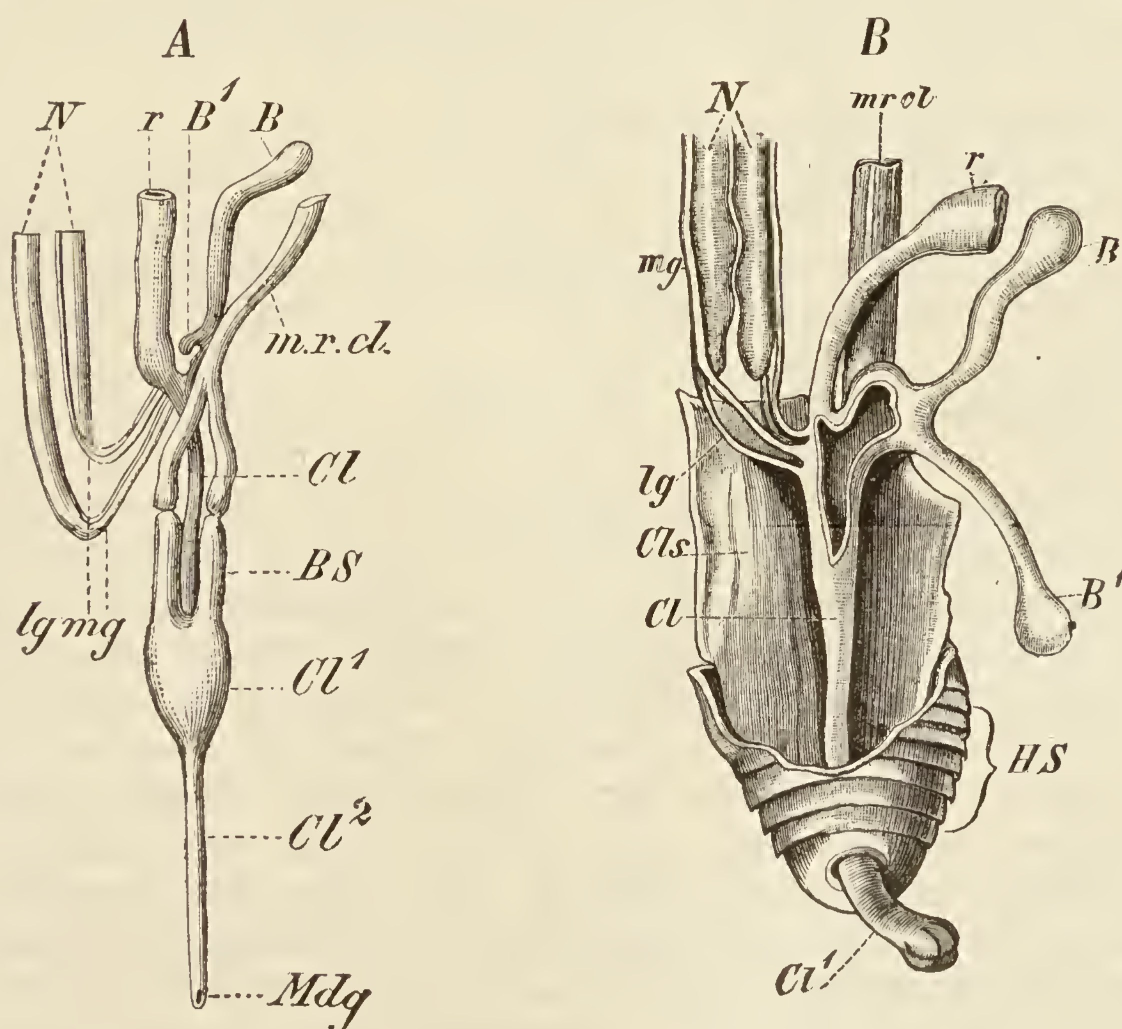


Fig. 607. Der hinterste Theil des Urogenitalapparates von Epicrium glutinosum (***A***) und von Coecilia lumbricoides (***B***). *Cl*, *Cl*¹, *Cl*² Die verschiedenen Abschnitte der Cloake, *BS* Blindsäcke derselben. Letztere ist auf Figur ***A*** in der Ruhelage, auf Fig. ***B*** in ausgestülptem Zustande dargestellt. *Cls* Cloakenscheide, *mrcl* M. retractor cloacae, *BB*¹ Die beiden Zipfel der Harnblase, *N* Niere, *lg. mg* Leydig'scher und Müller'scher Gang, *r* Rectum, *Mdg* Mündung der Cloake, *HS* Hautschienen.

gattungsorgan, und zwar wird dasselbe durch die, eine Länge bis zu fünf Centimetern erreichende, ausstülpbare Cloake dargestellt. Letztere (*Cl, Cl¹, Cl²*) ist immer durch eine leichte Einschnürung vom Enddarm abgesetzt und zeigt eine ausserordentlich starke, musculöse Wandung. Eingehüllt wird sie in eine derbe, fibröse Scheide (Fig. 607, **B**, *Cls*), welche zahlreiche organische Muskeln führt und am oberen und unteren Ende mit der Substanz der Cloake selbst ringsum verwächst, im Uebrigen aber dieselbe nur lose umschliesst, so dass zwischen beiden ein Spaltraum existirt. Auf Fig. 607, **B** ist sie aufgeschnitten und ausgebreitet, wodurch bei *Cl* das dünne Rohr der Cloake selbst zum Vorschein kommt.

Ein weiteres wichtiges Gebilde ist ein von der Bauchwand entspringender, starker Muskel, der sich bei Epicrium und Siphonops mit zwei Schenkeln an das gegabelte Mittelstück der Cloake ansetzt und der als Retractor derselben dient, wann sie beim Copulationsact ausgestülpt ist (Fig. 607, **B**, *mrcl*).

Bei Epicrium glutinosum (Fig. 607, **A**) kann man drei Abschnitte an der Cloake unterscheiden, einen vorderen, schlanken (*Cl*), einen mittleren (*Cl¹*), blasig aufgetriebenen, welcher sich kopfwärts in die oben erwähnten Blindsäcke gabelt (*BS*), und endlich einen hinteren, zu einer feinen Röhre ausgezogenen (*Cl²*), welcher bei *Mdg* mündet. Im Inneren des mittleren Abschnittes liegen drei härtliche Papillen, die an die Spitze der ausgestülpten Cloake (Fig. 607, **B**, *Cl¹*) zu liegen kommen und ihr so eine gewisse Rigidität verleihen; und nicht nur das, sondern sie werden auch als Hülfsorgane zu dienen im Stande sein. Das Weibchen besitzt eine viel kürzere, nicht ausstülpbare Cloake und demgemäss nehmen auch hier die Urogenitalgänge einen ganz gestreckten Lauf zur Cloake (vergl. Fig. 563, 564) und sind also nicht nach vorne umgebogen, wie beim Männchen [1]).

Bei den **Reptilien** finden sich zwei verschiedene Arten von Begattungsorganen, die eine besitzen die Saurier und Schlangen, Scinke und Amphisbaenen, die andere die Schildkröten und Crocodilier und an letztere schliesst sich diejenige von Struthio.

Was zunächst die erste Art betrifft, so verdanken wir hierüber Lereboullet und Leydig, die ihre Untersuchungen an Sauriern anstellten, höchst werthvolle Mittheilungen. Die Ruthen sind doppelt und liegen ausserhalb der Cloake, unter der Haut der Schwanzwurzel verborgen, so dass man an der vorgebauchten Stelle sofort die Männchen erkennt. Diese subcutane Lage der Ruthen ist erst secundär erworben, indem sie bei Saurier-, Schlangen- und Amphisbaenen-Embryonen als vorstehende rundliche Warzen frei am Cloakenrand sitzen. Jede der ausgestülpten Ruthen stellt einen walzenförmigen Körper dar, dessen freies Ende oder Eichel in zwei stumpfe Spitzen ausgeht (Fig. 608, *R*, *R¹*). An der lateralen Fläche verläuft von der Wurzel der Ruthe bis zur Gabelung der Eichel, in lang gestreckter Spiralwindung, eine Furche (†), die zum Abfluss des Samens dient. Die Eichel ist mit einem eigenthümlichen, an der freien Fläche stachelige Fortsätze erzeugenden Epithel überzogen. In der bindegewebigen Gerüstsubstanz der Ruthe finden sich ausser zahlreichen quer-

1) Ueber die accessorischen, im Bereiche der Cloake liegenden Geschlechtsdrüsen der Amphibien s. später.

gestreiften Muskelfasern weite cavernöse Räume, sowie auch dichte Capillarnetze. Ein deutlicher Nerv läuft der ganzen Ruthe entlang, bis nach vorne zur Eichel. Die Muskeln besorgen bei der Copulation

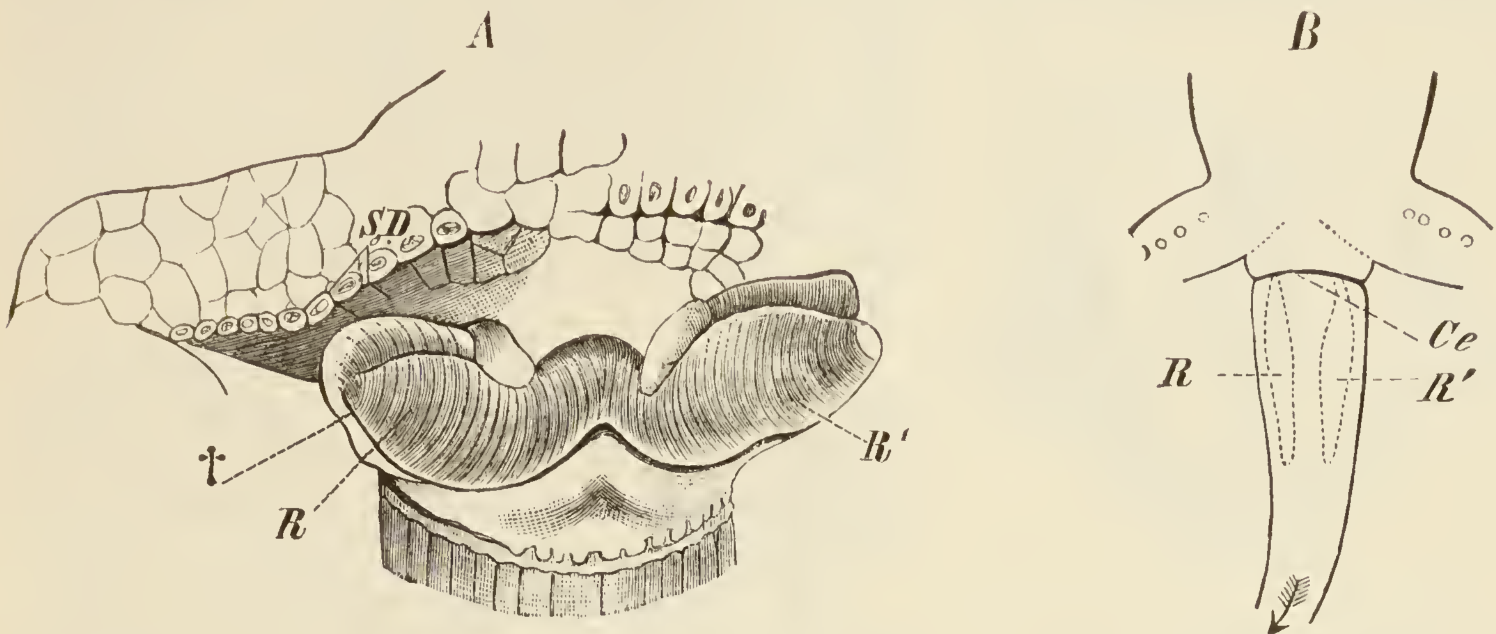


Fig. 608. Die beiden Ruthen *R*, *R*[1] von Lacerta agilis, in hervorgestülptem Zustande. Nach F. Leydig. Auf Fig. **B** sind sie durch die punktirten Linien in der Ruhelage, unter der Haut der Schwanzwurzel liegend, dargestellt.

† Die Spiralfurche, welche zum Abfluss des Samens dient, *Ce* Querliegender Cloakenschlitz, *SD* Schenkeldrüsen. Der Pfeil auf Figur B deutet die Richtung gegen das Schwanzende an.

wahrscheinlich die Ausstülpung der Ruthe und am hinteren Ruthenende inserirt sich ein Retractor. Ausserdem existiren noch besondere Oeffner, Dilatatoren und Schliesser der querliegenden Cloakenlippen.

Mit dem eben geschilderten Verhalten der Lacertilier-Ruthe stimmt dasjenige der Scinke und Ophidier[1]) in allen wesentlichen Punkten überein[2]).

Ueberall — und das gilt auch für die Chelonier und Crocodilier — finden sich auch im weiblichen Geschlecht, allerdings viel schwächer entwickelt, die Homologa der männlichen Ruthen. Sie sind ebenfalls paarig und werden als **Kitzler** oder **Clitoris** bezeichnet.

Im Gegensatz zu den Sauriern und Ophidiern besitzen die Begattungsorgane der Chelonier und Crocodilier, wie es scheint, nur eine geringe Ausstülpungsfähigkeit (Crocodilier). Die Ruthe besteht aus zwei, mit der dorsalen Cloakenwand verwachsenen, mit ihren inneren Rändern medianwärts zusammenstossenden, fibrösen Platten („Seitenwülste" der Autoren), die je einen grossen, lacunären, strotzend mit Blut gefüllten Raum einschliessen, so dass man von echten Schwellkörpern (Corpora cavernosa) sprechen kann. Sie sind von der an organischen Muskeln sehr reichen Cloakenschleimhaut überzogen und begrenzen eine von ihrer Wurzel bis zu ihrem hinteren Ende, welches sich als Glans penis von der Cloakenwand frei erhebt, reichende Längsrinne. Letztere wird, zumal an ihrem Anfangstheil,

1) Bei Schlangen finden sich sogenannte Praeputial-Drüsen. Sie sind sackartig gestaltet, sondern ein stark riechendes Secret ab und sind dorsalwärts an die Wirbelsäule fixirt.

2) Nach A. Günther soll Hatteria gar keine äusseren Begattungsorgane besitzen.

von cavernösem Gewebe ausgekleidet und auch die Eichel besteht ganz aus cavernösem Gewebe.

Der Penis der Schildkröten verhält sich bei verschiedenen Arten durchaus nicht gleichartig; er besitzt entweder ein ungetheiltes, also einfaches, freies Ende oder er spaltet sich in paarige freie Enden und dem entsprechend verhält sich dann auch die Rinne, welche sich eventuell in ebenso viele Schenkel spalten kann, als freie Enden vorhanden sind. Dasselbe gilt auch für die Clitoris (Fig. 609).

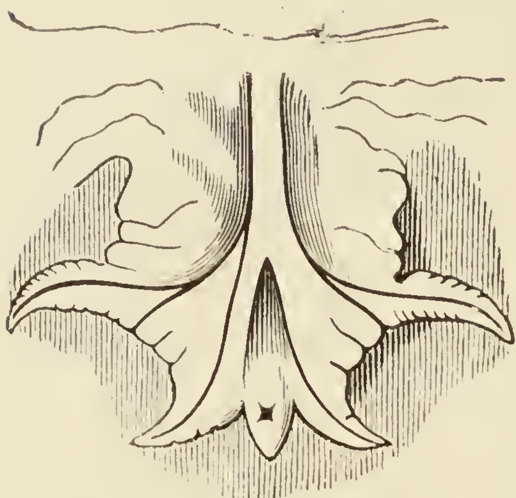


Fig. 609. Clitoris von Trionyx aegypt.

Ein von den hinteren Dorsolumbalwirbeln entspringender Muskel strahlt theils zwischen die Corpora cavernosa, theils an den Penis aus; er vermag letzteren in den Cloakenraum weiter vorspringen zu lassen.

Die Hauptdifferenz zwischen der Chelonier- und Crocodilier-Ruthe liegt in der complicirten, schaufel- oder kapuzenartigen Form der letzteren, doch muss ich bezüglich der genaueren Details auf die Arbeiten Joh. Müller's und Rathke's verweisen.

Was die **Vögel** betrifft, so besteht das Begattungsorgan bei den meisten Ratiten, bei manchen hühnerartigen Vögeln (z. B. bei Gallus Bankiva), sowie bei Schwimmvögeln aus einem ausstülpbaren, durch zwei fibröse Körper gestützten Rohr, welches in der Ruhelage auf der linken Seite der Cloake und theilweise dorsal von ihr in vielen Windungen aufgewickelt ist. Das Vas deferens ergiesst den Samen in eine an der Wurzel des genannten Organes beginnende Rinne und diese führt peripherwärts in einen vollständigen, von einer zierlich gefalteten Schleimhaut ausgekleideten Canal. Das ausgestülpte Organ wird nicht, wie bei manchen Reptilien, durch einen Muskel, sondern durch ein elastisches Band wieder zurückgezogen.

Die Copulationsorgane der **Säuger** zerfallen in zwei Gruppen; in die eine gehören diejenigen der Monotremen, in die andere die der übrigen Säugethiere. Von den letzteren bilden diejenigen der Marsupialier wieder eine Unterabtheilung; bei allen aber ist der weibliche Apparat, wenn auch in der Regel kleiner entwickelt und von der Harnröhre nicht durchbohrt, genau nach der Anlage des männlichen gebaut.

Bei den Monotremen (Fig. 610) ruht das aus zwei mächtigen Schwellkörpern bestehende Begattungsorgan beider Geschlechter in einem mit der ventralen und lateralen Cloakenwand durch lockeres Bindegewebe verwachsenen Sack, der an der Grenze zwischen Sinus urogenitalis und Cloake entspringt (Fig. 610, **A** bei m^2 und *Gp*). An diesem seinem Anfangstheil steht er unter der Herrschaft eines paarig von der ventralen Cloakenwand entspringenden Muskels (Fig. 610, **A**, m^2), der von beiden Seiten auf der Ventralseite der walzenförmigen Ruthe zu einem unpaaren Strange (m^3) zusammentritt und in die stark angeschwollene Glans penis (*Gp*) ausstrahlt. Er wirkt als Zurückzieher der Ruthe. Lateralwärts von den Ursprungsschenkeln dieses Muskels inserirt sich ein von der inneren Beckenwand entspringender, fächerartiger Muskel (Fig. 610, m, m^1), der sich auch noch mit einer

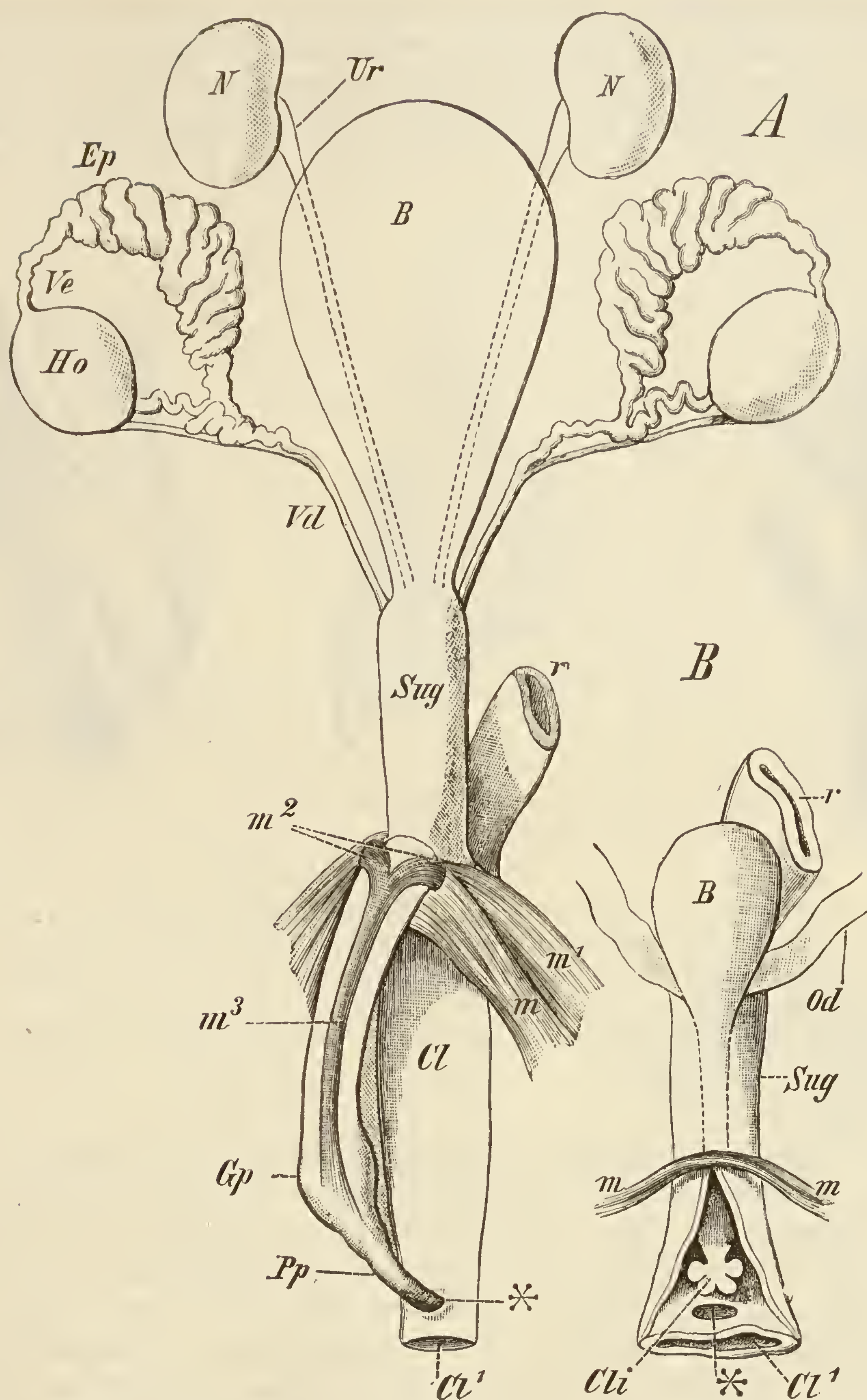


Fig. 610. ***A*** Männlicher Urogenitalapparat von Ornithorhynchus paradoxus, ***B*** Weiblicher Urogenitalapparat von Echidna hystrix.
N Niere, *Ur* Ureter, *B* Harnblase, *Sug* Sinus urogenitalis, *Ho* Hoden, *Ve* Vas efferens, *Ep* Epididymis, *Vd* Vas deferens, *Od* Oviduct, *r* Mastdarm, *Cl* Cloake, welche sich bei Cl^1 nach aussen öffnet, m—m^3 Muskeln der Cloake und des Penis (vergl. den Text), *Gp* Gegend der Glans penis innerhalb des fibrösen Schlauches, *Pp* Praeputium, *Cli* Clitoris, * * Oeffnnng, durch welche das Geschlechtsglied in den Cloakenraum eintritt.

tieferen Portion zwischen die Radix penis und die ventrale Cloakenwand einschiebt und auf letzterer ausstrahlt. Letztere wirkt als Compressor der Cloake und vermag diese vom Sinus urogenitalis temporär abzuschliessen. Nach innen von dieser Stelle liegen in der Schleimhaut zahlreiche, ringförmig angeordnete Drüsenmündungen (Wiedersheim).

Durch eine an seiner Wurzel, dicht bei der Einmündungsstelle des Sinus urogenitalis in die Cloake gelegene Oeffnung gelangt der Samen in die Ruthe und letztere tritt durch eine weitere, an der ventralen

Cloakenwand befindliche Oeffnung (Fig. 610, **) hinein in die Cloakenhöhle und von hier (bei Männchen wenigstens) nach aussen [1]).

Die von der Cloakenschleimhaut überzogene Eichel von Ornithorhynchus, welche an ihrer Spitze eine Art von Kralle oder Klaue trägt (Fig. 611, **B**), ist über und über mit hornigen Stacheln

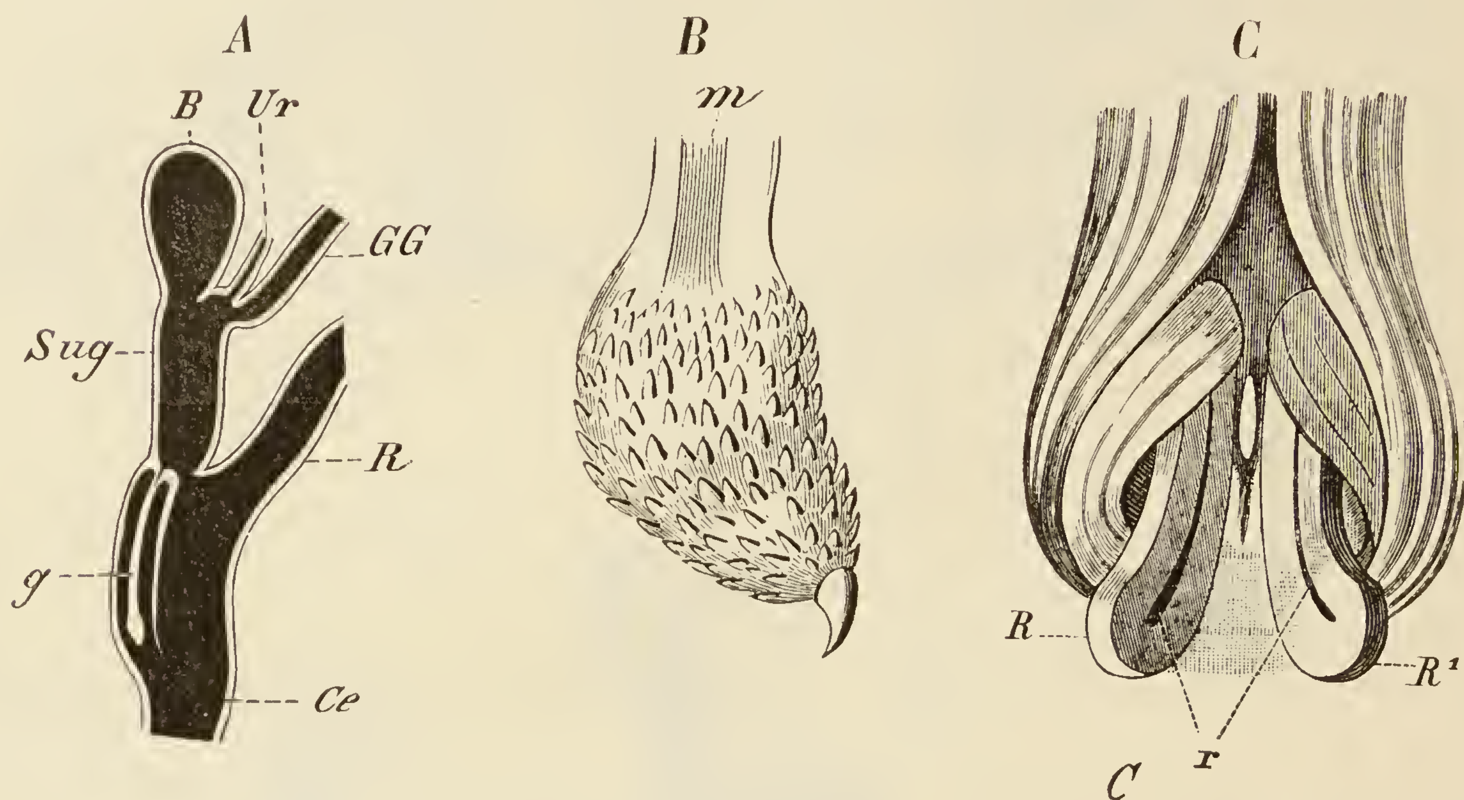


Fig. 611. *A* Profilschnitt durch den Urogenitalapparat der Monotremen. Schema. *B* Glans penis von Ornithorhynchus parodoxus. *C* Ausgestülpte, mit Rinnen (*r*) versehene Ruthen (*R R*¹) eines Marsupialiers. Letztere Figur nach Brass.

Ce Cloake, *R* Rectum, *GG* Geschlechtsgang, *g* Geschlechtsglied, *Sug* Sinus urogenitalis, *B* Harnblase.

bedeckt, die nach rückwärts gegen die Ruthenwurzel gerichtet sind und bei der Copulation sicherlich als Haftorgane dienen; sie finden sich auch auf der Innenfläche der Vorhaut (Praeputium), welch letztere rings an der Circumferenz der Communicationsöffnung mit der Cloake festgewachsen ist. In Folge dessen ist die Glans penis nicht frei (Figur 610, **A**), sondern steckt in dem angewachsenen Praeputialsack (*Pp*).

Aeusserst zierlich ist die in vier Lappen gespaltene Clitoris von Echidna (Fig. 610, **B**, *Cli*), deren Generations-Apparat sonst mit Ornithorhynchus principiell übereinstimmt. Besonders deutlich sieht man hier, wie der Retractor des äusseren Begattungsorganes nur ein einigermaassen selbständig gewordenes Bündel der allgemeinen Längsmuskulatur der Wand des Sinus urogenitalis darstellt (Wiedersheim).

Wie bei den Marsupialiern, so entsteht

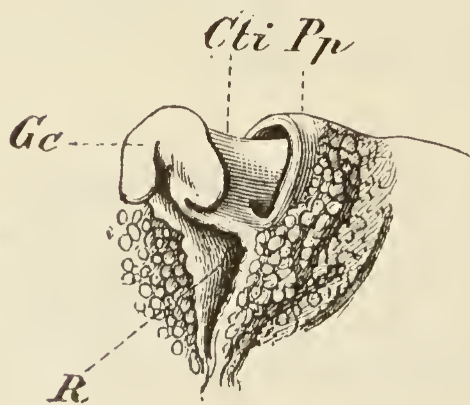


Fig. 612. Clitoris von Cebus capucinus.

Cli Clitoris, *R* Rinne an ihrer Ventralseite, welche in den Sinus urogenitalis hineinführt, *Gl* Glans clitoridis, *Pp* Praeputium clitoridis.

---

1) Bei einem mir vorliegenden Ornithorhynchus besitzt der Sinus urogenitalis zusammt der Cloake eine Länge von nahezu acht Centimetern. Beide erscheinen von aussen als ein weisslicher fibröser Schlauch.

auch bei allen übrigen Säugern das Zeugungsglied aus dem sogenannten **Genitalhöcker**, der an der vorderen Wand der Cloake hervorwächst oder eigentlich, genauer gesagt, aus der Ventralwand der Allantois unmittelbar über der Stelle, wo sie der Cloake, beziehungsweise dem Urogenitalsinus aufsitzt.

An seiner Unterseite trägt er eine zur Mündung des Urogenitalsinus führende Rinne, die sich, wie beim weiblichen Geschlecht, entweder zeitlebens erhält, oder die dadurch zum Canal abgeschlossen wird, dass der ganze, durch das distale Ende des Urachus gebildete Sinus urogenitalis zu einem langen Canal auswächst, der mit dem Namen der **Harnröhre (Urethra)** bezeichnet wird. Mit dieser treten drei Schwellkörper in Verbindung, wovon einer speciell als **Corpus cavernosum urethrae** bezeichnet wird. Dieser legt sich paarig an, in der Regel aber erhalten sich später im männlichen Geschlecht nur undeutliche Trennungsspuren zwischen beiden Hälften, d. h. sie fliessen mehr oder weniger zusammen, und erzeugen dann eine keulige Auftreibung, den sogenannten Bulbus. Am vorderen Ende des Glieds bilden sie die formell sehr verschiedene **Eichel (Glans penis)**, welche in einer Hautduplicatur steckt (Praeputium), an welcher man ein parietales und viscerales Blatt unterscheiden kann [1]). Im weiblichen Geschlecht bleiben beide Hälften der Schwellkörper getrennt, umgeben als starke, venöse Plexus den Eingang zur Vagina und werden als **Vorhofszwiebeln** bezeichnet. Sie hängen nach oben mit den Venennetzen der **Clitoris** zusammen.

Ausser diesem Corpus cavernosum urethrae giebt es noch einen zweiten, in der Regel ungleich mächtigeren Schwellkörper, der den eigentlichen Schaft des Penis resp. der Clitoris constituirt. Nachdem dieses **Corpus cavernosum penis (clitoridis)** paarig (Radices penis) von den Sitzbeinen entsprungen ist und indem es in den meisten Fällen längs der Medianlinie des Bauches sich erstreckt, legen sich im weiteren Verlauf beide Hälften enge an einander, wachsen zusammen und verbinden sich an ihrer ventralen Seite mit dem Corpus cavernosum urethrae. Nur letzteres

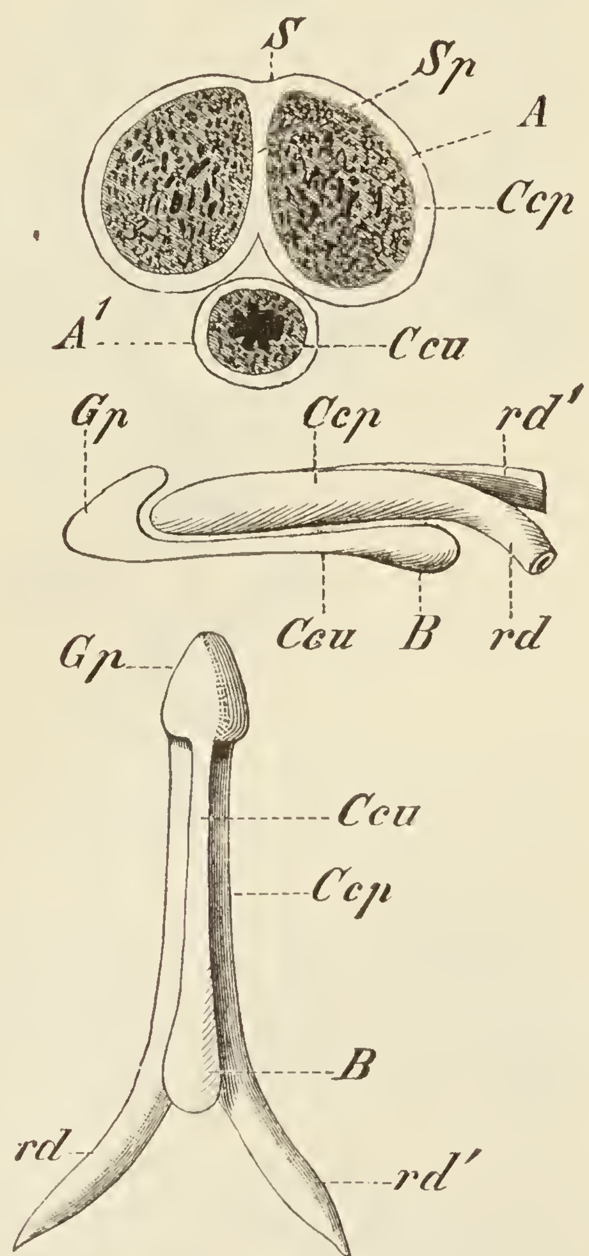


Fig. 613. Die Ruthe des Menschen, halbschematisch dargestellt. ***A*** Im Querschnitt. ***B*** Von der Seite. ***C*** Von der Ventralseite.

A Albuginea penis, *A*¹ Albuginea urethrae, welche bei *Sp* ein Septum erzeugt, *S* Sulcus dorsalis penis, *Ccp* Corpus cavernosum penis, *Ccu* Corpus cavernosum urethrae, das sich bei *Gp* zur Glans penis entwickelt und bei *B* eine zwiebelartige Auftreibung (Bulbus) erzeugt, *rd rd*¹ Radices penis resp. corpor. cavern. penis.

1) Bei Cetaceen ist die Glans penis ausserordentlich klein, ja sie fehlt fast ganz, wie auch den Felinen eine wahre Eichel fehlt.

ist vom Harn-Samencanal durchbohrt, erstere dienen nur zur Erection des Gliedes, d. h. geben ihm die zum Copulationsact nöthige Rigidität. Diese kann noch dadurch gesteigert werden, dass sich zwischen ihnen, d. h. an ihrer Verwachsungsstelle ein Knochen (Penisknochen) bildet, der in den allermannigfachsten Form- und Grösseschwankungen sehr vielen Säugethieren zukommt (Nager, Chiropteren, Carnivoren, Balaenen und Affen)[1]). Bei Phoca entwickelt er sich auch in der Clitoris.

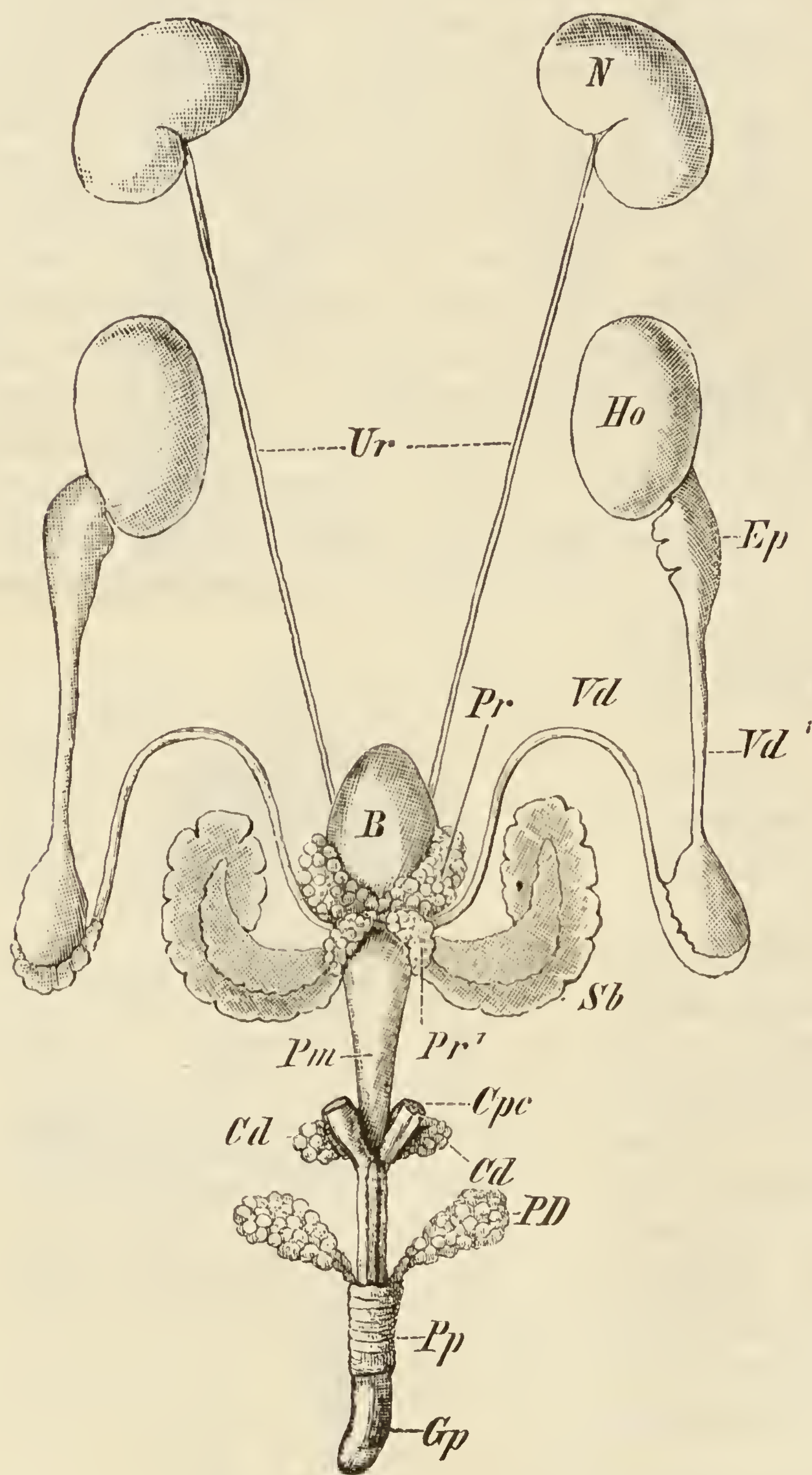


Fig. 614. Männlicher Urogenital-Apparat des Igels.
N Niere, *Ur* Ureter, *B* Harnblase, *Pm* Pars membranacea der Harnröhre, *Cpc* Corpora cavernosa, *Pp* Praeputium, *Gp* Glans penis, *PD* Praeputialdrüsen, *Cd* Cowpersche Drüsen, *Pr*, *Pr*¹ Die verschiedenen Lappen der Prostata, *Sb* Samenblasen, *Ho* Hoden, *Ep* Epididymis, *Vd*, *Vd*¹ Vas deferens.

Die Schwellkörper sind von Muskeln (M. bulbo- und ischio-cavernosus) überzogen, ausser ihnen aber kommen noch da, wo der Penis an der Bauchwand fixirt ist, besondere Retractores praeputii et penis, sowie Protractores praeputii vor (Carnivoren, Wiederkäuer).

Ausser der **Prostata**, die, wie oben schon auseinandergesetzt wurde, zu dem Sinus urogenitalis des männlichen Geschlechtes in Beziehung steht, existiren bei beiden Geschlechtern noch andere Drüsen, die ihr Sekret in den von den Schwellkörpern umschlossenen Theil der Urethra, beziehungsweise unter die Vorhaut der Eichel ergiessen.

Erstere heissen bei Männchen die **Cowper'schen** [2]), bei Weibchen die **Bartholini'schen** [3]) oder **Duverney'schen Drüsen**, letztere werden mit dem Namen der **Praeputialdrüsen** oder der **Tyson'schen Drüsen** bezeichnet. Alle unterliegen

1) Bei den Marsupialiern bleiben die aus dem Genitalhöcker hervorgehenden Schwellkörper zeitlebens mehr oder weniger getrennt und der Canalis urogenitalis setzt sich auf jede Hälfte in Form einer Rinne fort. (Vergl. Fig. 611 *C* bei *r*).

2) Die Cowper'schen Drüsen kommen durchaus nicht allen Säugethieren zu; so fehlen sie z. B. manchen Carnivoren und allen Cetaceen.

3) Die Bartholini'schen Drüsen fehlen manchen Carnivoren, dem Schwein und allen Cetaceen.

den mannigfachsten Form- und Grösseschwankungen und kommen entweder nur zu einem oder bis zu mehreren Paaren vor.

Die Cowper'schen Drüsen liegen im männlichen Geschlecht in der Nähe des hinteren Endes vom Corpus cavernosum urethrae, im weiblichen Geschlecht zu beiden Seiten des Scheideneinganges und münden hier in den letzten, stark verflachten Rest des Sinus urogenitalis, in das sogenannte Vestibulum vaginae aus.

Die die äussere Scham des menschlichen Weibes umgebenden „grossen Lippen" sind fettreiche, behaarte Hautduplicaturen, welche sich weder bei den Anthropoiden, noch bei den übrigen Affen finden. Auch fehlt letzteren der Schamberg (Mons Veneris). Nur der Orangutan hat vielleicht eine schwache Spur grosser Schamlippen. Bei allen Affen bildet das auch dem Menschen zukommende, zweite Faltensystem, die Labia minora, die alleinige Begrenzung der Schamspalte. Sie erzeugen ein starkes Praeputium und Frenulum clitoridis und gehören entwicklungsgeschichtlich zum Geschlechtsglied, an dessen Unterfläche sie entstehen. Sie fallen also unter einen andern morphologischen Gesichtspunkt als die Labia majora. Die Affenclitoris (Fig. 612) ist relativ und absolut grösser, als die menschliche; an ihrer Unterfläche ist sie bis zur Harnröhrenmündung hin gefurcht[1]). Zur Entwicklung eines eigentlichen Hymens kommt es bei Affen nicht.

Auch die Weiber gewisser Stämme der äthiopischen Rasse zeichnen sich aus durch eine auffallend schwache Entwicklung der Labia majora, des Mons Veneris und des, beiden angehörigen Haarwuchses. Dem steht gegenüber eine bei Buschweibern unter dem Namen der Hottentottenschürze vorkommende Hypertrophie der kleinen Schamlippen und des Praeputiums der Clitoris. Die Vagina erscheint (wie bei Affen) glatter, nicht mit so starken Runzeln versehen, wie bei Europäerinnen. Auch bei Japanerinnen sind die grossen Schamlippen, sowie der Mons Veneris schwach entwickelt und behaart; auch die Labia minora erscheinen dürftig (Bischoff).

Zusammenfassende Uebersicht über die in dem Capitel über das Urogenitalsystem gewonnenen Resultate.

Obgleich der gesammte Urogenitalapparat aller Wirbelthiere mesodermaler Abkunft ist, so sprechen doch die Untersuchungen Weismann's aufs Entschiedenste dafür, dass sowohl die männlichen, wie die weiblichen Keimzellen der Metazoën im Allgemeinen ursprünglich, d. h. phyletisch, auf das Ektoderm zurückzuführen sind. Dass aber jene Zeit für die Wirbelthiere längst dahingeschwunden ist, dass sich — mit andern Worten — die Verschiebung der Keimstätte vom äusseren ins mittlere Keimblatt bei ihnen ontogenetisch nicht mehr repetirt, sondern dass hier die Entstehung der Keimzellen bereits von den allerersten Entwicklungsstadien an im Mesoderm fixirt ist, kann uns nicht Wunder nehmen, wenn wir die Kluft erwägen, welche die Hydromedusen

1) Die Clitoris stellt bald ein compactes Organ dar, bald ist sie durchbohrt. Letzteres gilt z. B. für die Nager, den Maulwurf, die Lemuriden u. a.

und die Vertebraten von einander trennt. Ist ja jene Verschiebung, wie Weismann gezeigt hat, sogar schon in der Reihe der Hydromedusen aufgetreten, so dass also hier schon die ektodermale Entstehung verwischt sein kann.

Die weiblichen und männlichen Geschlechtsdrüsen sämmtlicher Vertebraten nehmen vom Coelomepithel ihren Ausgangspunkt und auch der gesammte übrige Urogenitalapparat baut sich aus mesoblastischem Gewebe und zwar in mehr (niederste Anamnia) oder weniger (Amnioten) innigem Connex mit der Coelomwandung auf. (Vergl. übrigens die Befunde von Hensen, Graf Spee und Flemming über die erste Anlage des Urogenitalapparat bei Wirbelthieren, pag. 628.)

Als ursprünglichstes, noch von ungegliederten Ur-Chordaten her vererbtes Organ haben wir uns einen, vom parietalen Peritonealblatt rinnenartig sich abschnürenden, oder vielleicht ursprünglich solid sich anlegenden und erst später sich höhlenden Canal zu denken, der in der dorsalen Leibeswand, rechts und links von der Wirbelsäule parallel der Körperlängsachse verläuft und späterhin gegen die Cloake durchbricht. Dieser Canal, den man als **Vornierengang** bezeichnet, steht sowohl an seinem vorderen Ende als auch an verschiedenen, andern Stellen seines weiteren Verlaufes durch trichterartige, von Wimperzellen ausgekleidete Oeffnungen mit dem Coelom in offener Communication.

Letztere wird dadurch vermittelt, dass jene Oeffnungen in (der Zeit nach später entstehende) kurze, mit dem erst erwähnten Gang in Continuität stehende und quer zu seiner Längsachse angeordnete Canälchen hineinführen. Indem sich weiterhin ein jedes solches Canälchen mit einem arteriellen Gefässknäuel verbindet, resultirt daraus ein Organ, das man als **Vorniere** bezeichnet. Die metamere Anordnung der Vornierencanälchen weist schon auf eine höher entwickelte, segmentirte Urchordatenform zurück, ein Satz, der noch in weit höherem Grade von dem zweiten Excretionssystem gilt, welches bei allen über den Myxinoiden stehenden Vertebraten entweder an die Stelle der Vorniere tritt, oder neben derselben figurirt, ich meine die **Urniere.**

Dieses zweite Nierensystem, welches ebenfalls aus segmental angeordneten, quer zur Körperlängsachse gerichteten und ebenfalls mit Wimpertrichtern versehenen Canälchen besteht, kommt bei Anamnia zur grössten Entfaltung. Die einzelnen, ins mesodermale Gewebe einwachsenden Canälchen legen sich an den Vornierengang, der somit, im Gegensatz zur Vorniere selbst, nicht nur eine transitorische Bedeutung besitzt, verlöthen sich mit ihm und verwandeln ihn so in den **primitiven Urnierengang.**

So nimmt also dieses Drüsensystem, bezüglich seiner eigenthümlichen Genese, unter allen übrigen Drüsensystemen des Körpers eine völlig isolirte Stellung ein und wir müssen im Hinblick auf die mit dem Coelom in offener Communication stehenden Wimpertrichter der Vor- und Urniere dem Coelom-Epithel im Allgemeinen eine excretorische Bedeutung zuerkennen. Ich sage ausdrücklich excretorisch, da die betreffende Flüssigkeit, d. h. die Lymphe, nach aussen abgeführt wird und so dem Organismus verloren geht.

Erst später und zwar im Allgemeinen erst von den Amnioten an, wo sich keine Wimpertrichter mehr anlegen, erscheint insofern ein Fortschritt angebahnt, als das lymphähnliche Transudat der Bauchhöhle nach Art der übrigen Lymphe dem Blutgefässsystem wiederzugeführt wird. Mit andern Worten: es kommt jetzt zu einem nach der Bauchhöhle zu geschlossenen Excretionsorgan, dessen Zellen den aus dem Blut auszuscheidenden Stoffen gegenüber auswählend verfahren.

Während die Urniere bei der Mehrzahl der Fische lediglich als Harnsystem bestehen bleibt, geht sie bei andern, sowie auch bei Amphibien und sämmtlichen Amnioten gewisse Beziehungen zum Geschlechtsapparat ein, persistirt aber im Uebrigen entweder als bleibendes Harnsystem (Selachier, Amphibien) oder erfährt sie bedeutende Reductionen (Amnioten).

Jene Beziehungen zum Geschlechtsapparat erhalten bei männlichen Thieren dadurch eine höhere Bedeutung, dass hier der vordere Abschnitt der Urniere zum ganzen **Nebenhoden** oder doch wenigstens zu einem Theil desselben wird. Beim weiblichen Geschlecht entsteht daraus der physiologisch bedeutungslose, ein rudimentäres Organ darstellende **Nebeneierstock** und andere Gebilde von untergeordneter Bedeutung.

Während wir uns das Verhalten der Cyclostomen und gewisser anderer Fische, bei welchen die Sexualproducte einfach in die Bauchhöhle fallen, um von hier aus durch die Pori abdominales entleert zu werden, als das ursprüngliche vorzustellen haben, kommt es bei weitaus der grössten Mehrzahl der Wirbelthiere zu besonderen, ausleitenden Geschlechtscanälen.

Mit ihrem Auftreten erlischt die Function des primitiven Urnierenganges als Ausführungsgang der Urniere und es differenzirt sich ein für das weibliche Geschlecht bestimmter, entweder nur als Ausführungsgang, oder, wie bei höheren Typen, auch als Fruchthälter functionirender **Müller'scher** und ein für das männliche Geschlecht bestimmter **Wolff'scher Gang.** Letzteren kann man auch als den **secundären Urnieren-** oder als den **Leydig'schen Gang** bezeichnen. Während letzterer bei Selachiern und Amphibien sowohl die Ausleitung des Harnes, als der männlichen Zeugungsstoffe übernimmt, fungirt er bei allen Amnioten nur als Ausführungsgang des Samens und wird als **Vas deferens** bezeichnet. Dem Gesagten zufolge wird sich also hier ein besonderer Harnleiter, ein **Ureter,** entwickeln und wie dieser als ein neuer, erst in der Reihe der Amnioten gemachter Erwerb zu betrachten ist, so gilt dies auch für die eigentliche, nie segmentirte, definitive **Niere.** Damit ist also die dritte Etappe im Entwicklungsplan des Urogenitalsystems erreicht. Balfour hat die drei auf einander folgenden Nierensysteme passend als **Pro-, Meso-** und **Metanephros** bezeichnet.

Obgleich nun, wie oben schon angedeutet, bei jedem Geschlecht immer nur je einer der beiden Geschlechtscanäle zu grösserer physiologischer Bedeutung gelangt, so legen sich doch in embryonaler Zeit beide ganz gleichmässig an; bald aber geht einer davon einer regressiven Metamorphose entgegen und letztere wird also beim weiblichen Geschlecht den Wolff'schen, beim männlichen den Müller'schen Gang betreffen.

Bei den meisten unter den Marsupialiern stehenden Wirbelthieren

besteht eine **Cloake**, d. h. ein Hohlraum, in welchen sowohl die Ausführungsgänge des Urogenitalsystems, als der Enddarm einmünden. Bei allen höheren Säugethieren stellt die Cloake nur einen vorübergehenden Entwicklungszustand dar, insofern sich der Enddarm davon abspaltet und eine selbständige Ausmündung erhält. Hand in Hand damit geht ein andrer wichtiger Umwandlungsprocess, der die Allantois betrifft. Die an den Sinus urogenitalis grenzende Abtheilung des Allantoisstieles gewinnt nämlich an Ausdehnung, wird zur **Harnblase** und nimmt die einmündenden Ureteren auf, während die periphere, der Bauchwand anliegende Abtheilung obliterirt und zum sog. Urachus wird. Der distalwärts von der Harnblase liegende Abschnitt des Allantoisstieles wird zur **Harnröhre** (**Urethra**). Während nun letztere beim weiblichen Geschlecht in der Regel schon nach kurzem Lauf in den Sinus urogenitalis ausmündet, gewinnt sie beim männlichen Geschlecht eine grössere Länge, verbindet sich mit dem Geschlechtsglied und repräsentirt so als Ausführungsweg des Zeugungsstoffes wie des Harns einen röhrenartig verlängerten Sinus urogenitalis.

Während die Geschlechtsdrüsen bezüglich ihres Locus nascendi bei beiden Geschlechtern im Wesentlichen übereinstimmen, kommt es bei Säugethieren gegen das Ende der Foetalperiode hin zu einer mehr oder weniger weit gegen das Becken zu gerichteten Lageverschiebung derselben. Ja, letztere kann beim männlichen Geschlecht so weit gedeihen, dass die vordere Bauchwand von ihnen durchsetzt wird und sie in einen beutelartigen Anhang derselben (Scrotum) zu liegen kommen. Eine irgend plausible Erklärung für das Zustandekommen dieses Vorganges muss um so schwieriger erscheinen, als derselbe kaum als im Interesse der Art gedeutet werden kann.

Den bis jetzt betrachteten, sogenannten inneren Geschlechtsorganen gegenüber haben wir nun noch die äusseren Geschlechtstheile resp. die **Begattungs-** oder **Copulationsorgane** zu berücksichtigen.

Letztere, welche durchaus keine homologen Gebilde in der ganzen Vertebratenreihe darstellen, treten, wenn man absieht von dem in vieler Hinsicht noch dunklen Organ von Petromyzon, sowie von den Pterygopodien der Selachier, erst von den Amphibien an und auch hier nur bei der kleinen Gruppe der Gymnophionen in deutlicher Ausprägung, und zwar als eine Ausstülpung der Cloake hervor. Bei den Reptilien dagegen finden sie sich, und zwar nach einem ganz andern Modus gebildet, in allgemeinster Verbreitung, so dass von hier an eine innere Begattung ungleich sicherer garantirt erscheint, als bei den Amphibien, obgleich sie auch bei den letzteren angenommen werden muss. Während den Sauriern, Scinken, Amphisbaenen und den mit den erstern stammverwandten Schlangen ein doppeltes, ausstülpbares, unter der Herrschaft einer complicirten Muskulatur stehendes Copulations-Organ zukommt, ist dasjenige der Chelonier und Crocodilier wahrscheinlich nur wenig ausstülpungsfähig, besitzt aber wohl ausgebildete, von der Cloakenschleimhaut überzogene Schwellkörper. Bei den Vögeln ist das Auftreten äusserer Begattungsorgane nur auf wenige Gruppen beschränkt und dieselben lassen sich (bei den Ratiten wenigstens) von denjenigen der Crocodilier ableiten.

In allgemeinster Verbreitung finden sie sich in der Reihe der Säugethiere und zwar sind sie, wie dies auch schon für die Rep-

tilien gilt, bei beiden Geschlechtern nach einem und demselben Typus gebaut. Beim weiblichen Geschlecht erreichen sie nie die Grössenverhältnisse wie beim männlichen.

Sie entwickeln sich unter der Form eines, an der vorderen Cloakenwand hervorwachsenden **Genitalhöckers**, der dann, unter Zuhilfekommen von Schwellkörpern, zum Schaft des **Penis** resp. der **Clitoris** auswächst. Am vorderen Ende differenzirt sich die nervenreiche, von der Vorhaut überzogene Glans und auf der Spitze der letzteren mündet beim männlichen Geschlecht die Harnröhre, oder, wie man dem oben Mitgetheilten zufolge richtiger sagen würde, der röhrenartig verlängerte Urogenital-Sinus aus.

Auch bei den Säugethieren stehen die äusseren Begattungsorgane unter der Herrschaft einer oft reich entwickelten Muskulatur.

Als accessorische Bildungen von mehr untergeordneter Bedeutung figuriren gewisse, von der Schleimhaut des Urogenitalsinus resp. dessen Verlängerung aus sich entwickelnde Drüsenapparate. Zu ihnen gehören auch die, zugleich als Samenbehälter fungirenden Vesiculae seminales.

Bei Affen und Menschen kommt es noch zu einem, die äussere Scham characterisirenden System von Haut- resp. Schleimhaut-Duplicaturen, die man als Labia majora und minora bezeichnet. Sie umgeben den Eingang zur Vagina.

Anhang.

Litteraturverzeichniss.

Allgemeine Werke über Embryologie.

A. E. von Bär, Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere. Königsberg 1828—1837.

F. M. Balfour, Handbuch der vergl. Embryologie. Deutsch von B. Vetter. Jena 1881.

E. van Beneden u. Ch. Julin, Recherches sur la formation des annexes foetales chez les Mammifères. (Lapin et Cheiroptères). Arch. de Biologie. Tome V. 1884.

A. Dohrn, Der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Functionswechsels. Leipzig 1875.

— —, Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. Mittheil. aus der Zoologischen Station zu Neapel, 1882 begonnen; in Fortsetzung begriffen.

M. Foster und F. M. Balfour, Grundzüge der Entwicklungsgeschichte der Thiere. Deutsch von N. Kleinenberg. Leipzig 1876.

P. Fraisse, Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbelthieren, besonders Amphibien und Reptilien. Cassel u. Berlin 1885.

A. Götte, Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.

E. Haeckel, Natürliche Schöpfungsgeschichte. Leipzig 1875.

— —, Studien zur Gastraeatheorie. Jena, 1877 und Jenaische Zeitschr. VIII und IX, 1874 und 1875.

— —, Anthropogenie. Leipzig 1876.

O. Hertwig, Die Coelomtheorie. Jena 1881.

W. His, Unsere Körperform. Leipzig 1878.

— —, Anatomie menschlicher Embryonen (m. Atlas) Leipzig 1880—1885.

— —, Die Lehre vom Bindesubstanzkeim (Parablast). Rückblick nebst kritischer Besprechung einiger neuerer entwicklungsgesch. Arbeiten. Arch. f. Anat. und Physiol. 1882.

A. Kölliker, Entw.-Geschichte des Menschen und der höheren Thiere. 2. Aufl. Leipzig 1879.

— —, Grundriss der Entw.-Geschichte des Menschen und der höheren Thiere. Leipzig 1880. II. Aufl. 1884.

H. Rathke, Entw.-Geschichte der Wirbelthiere. Leipzig 1861.

R. Remak, Untersuch. über die Entwicklung der Wirbelthiere. Berlin 1850—1855.

W. Waldeyer, Archiblast u. Parablast. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXII.

Wichtige Werke für vergleichende Anatomie im Allgemeinen.

Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreiches. (Am vollständigsten durchgearbeitet sind die Amphibien und Reptilien von C. K. Hoffmann. Die Abtheilung: Fische ist begonnen durch Hubrecht und Sagemehl, die der Vögel durch Selenka und Gadow, die der Säugethiere durch Giebel und Leche).

G. Cuvier, Leçons d'anatomie comparée, V. vol. Paris 1799—1805. Deutsch und mit Anmerkungen versehen von H. Froriep und J. F. Meckel. Leipzig 1809—1810. II. Aufl. des Franz. Textes. Paris 1835—1846.

A. Gaudry, Les enchainements du monde animal dans les temps géologiques. 1878 u. folg.

E. Haeckel, Generelle Morphologie d. Organismen. 2 Bde. Berl. 1866.

T. H. Huxley, Lectures on the elements of comparative anatomy. London 1864.

F. Leydig, Vom Bau des thierischen Körpers. I. Bd. 1. Hälfte. Tübingen 1864. (Mit Atlas).

— —, Untersuchungen z. Anatomie u. Histologie d. Thiere. Bonn 1883.

— —, Zelle und Gewebe. Neue Beiträge zur Histologie des Thierkörpers. Bonn 1885.

J. F. Meckel, System der vergl. Anatomie. VI Bde. Halle 1821—1833.

H. Milne—Edwards, Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux. VIII Bde. Paris 1857—1865.

J. Müller, Vergl. Anatomie der Myxinoiden. Berlin 1834—1845.

Iconographische Werke.

Lehr- und Handbücher der vergl. Anatomie.

F. Jefferey Bell, Comparative Anatomy and Physiology. London 1885.

C. G. Carus, Lehrbuch der vergl. Zootomie. II Bde. Leipzig 1834.

C. G. Carus und Otto, Erläuterungstafeln zur vergl. Anatomie. VIII Hefte. Leipzig 1826—1852.

C. Claus, Grundzüge der Zoologie. Marburg und Leipzig 1879.

A. Ecker, Icones physiologicae. Leipzig 1852—1859.

H. Fol, Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie mit Einschluss der vergleichenden Histologie und Histogenie. Leipzig 1884 (noch nicht vollendet).

C. Gegenbaur, Grundzüge der vergl. Anatomie. Leipzig 1870.

— —, Grundriss der vergl. Anatomie. Leipzig 1878.

G. B. Howes, An Atlas of practical elementary Biology. London 1885.

T. H. Huxley, Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. Deutsch v. Fr. Ratzel. Breslau 1873.

F. Leydig, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankfurt 1857. (Einziges Werk in seiner Art).

A. Macalister, Introduction to Animal Morphology. II[ter] Band (Vertebrates). London 1878.

R. Owen, Anatomy of Vertebrates. London 1866—68.

T. J. Parker, A Course of Instruction in Zootomy (Vertebrates). London 1884.

O. Schmidt, Handbuch der vergl. Anatomie. VIII. Aufl. Jena 1882.

— —, Handatlas der vergl. Anatomie. Jena 1852.

v. Siebold u. Stannius, Handbuch der Zootomie. Berlin 1854. Von dem Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere ist nur Bd. I. Heft 1—2 (die Anatomie d. Fische, Amphibien u. Reptilien enthaltend) erschienen.

S. Stricker, Handbuch der Lehre von den Geweben etc. Leipzig 1871. Enthält neben genauen histologischen Angaben auch werthvolle, vergl. anatomische Mittheilungen.

Carl Vogt u. Emil Yung, Lehrbuch d. pract. vergleichenden Anatomie. Braunschweig 1885 (noch nicht vollendet).

R. Wagner, Lehrbuch der Zootomie. II Bde. Leipzig 1843—1848.

— —, Icones zootomicae. Handatlas zur vergl. Anatomie. Leipzig 1841.

R. Wiedersheim, Grundriss der vergleich. Anatomie der Wirbelthiere. Jena 1884. Vergl. auch Elements of comparative Anatomy adapted from the German of R. Wiedersheim by W. N. Parker, with Additions by the author and the translator. London 1886.

Wichtige, periodisch erscheinende Schriften vergl. anatomischen, embryologischen und histologischen Inhaltes.

Abhandlungen und Monatsberichte der K. Preuss. Akademie der Wissenschaften zu Berlin.

Anatomischer Anzeiger, Centralblatt für die gesammte wissenschaftliche Anatomie. Herausgeg. v. K. Bardeleben (Jena). Besteht seit Juni 1886.

Archiv für Physiologie von J. C. Reil und Autenrieth. Fortsetzung desselben: Deutsches Archiv für Physiologie v. J. F. Meckel, später: Arch. f. Anatomie und Physiologie, von J. F. Meckel, dann: Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftl. Medicin v. J. Müller, fortgesetzt v. C. B. Reichert u. E. Du Bois-Reymond, endlich als Archiv f. Anatomie und Physiologie vereinigt mit der von W. His u. W. Braune herausgeg. Zeitschr. f. Anatomie u. Entwicklungsgesch.

Archiv für Naturgeschichte v. Wiegmann, fortgesetzt von Erichson u. Troschel, besteht seit 1835.

Archiv für mikroskopische Anatomie, herausgeg. v. M. Schultze; nach seinem Tode fortges. v. W. Waldeyer u. La Valette St. George; besteht seit 1865.

Archiv de biologie, herausgeg. von van Beneden u. Bambeke, exist. seit 1880.

Annals and Magazine of Natural history (besteht seit 1838).

Annales (Mémoires) Archives du Muséum d'histoire naturelle. Paris (bestehen seit 1878).

Annales des sciences naturelles. Paris (bestehen seit 1824).

Biologisches Centralblatt, Unter Mitwirkung von M. Rees und E. Selenka herausgegeben von J. Rosenthal (Erlangen), besteht seit 1881.

Denkschriften und Sitzungsberichte der Kais. Akademie zu Wien.

Internationale Monatsschrift für Anatomie und Histologie. Herausgegeben von W. Krause (Berlin). Besteht seit 1884.

Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaft. Jena, besteht seit 1864.

Journal of Anatomy and Physiology.

Mémoires de l'Academie des Sciences de l'institute de France. Paris.

Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel. Leipzig. Besteht seit 1878.

Monthly Microscopical Journal.

Morphologisches Jahrbuch, herausgeg. v. C. Gegenbaur, besteht seit 1876.

Nova Acta Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae.

Philosophical Transactions of the Royal Society. London (bestehen seit 1801).

Quart. Journal of Microscopical Science. London (besteht seit 1852).

Proceedings of the Zoological Society of London. London (bestehen seit 1830).
Transactions of the Zoological Society of London (bestehen seit 1883 und reichen bis 1855).
Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie. Herausgeg. von v. Siebold u. Kölliker, später unter Betheiligung v. Ehlers, besteht seit 1849.
Zoologischer Anzeiger, herausgeg. v. V. Carus (Leipzig). Besteht seit 1878.

Jahresberichte.

Jahresberichte über die Fortschritte der Anatomie und Physiologie, als Fortsetzung der Henle-Meissner'schen Jahresberichte, herausgeg. von F. Hofmann u. G. Schwalbe. Exist. seit 1873.
Zoologischer Jahresbericht, herausgeg. von der Zoologischen Station zu Neapel. Exist. seit 1881.

Verzeichniss wichtiger, auf einzelne Thiere und Thiergruppen sich erstreckender Arbeiten (Monographieen etc.).

Fische und Dipnoër.

A. Agassiz, 1) The Development of Lepidosteus, Proc. Amer. Acad. of arts and sciences. Vol. XIII.
— —, On the young stages of some osseous fishes. I. II. III Development of the Flounders. Proc. Am. Acad. XIII, 1877 und ebendaselbst XIV und XVII., 1882.
A. Agassiz and C. O. Whitman, The development of osseous fishes I. The pelagie stages of young fishes. Mem. of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College. Vol. XIV. Nro I. part. 1. 1885.
L. Agassiz, 2) Recherches sur les poissons fossiles. V vol. av. atlas 1833—1843.
H. Ayers, Beitr. zur Anatomie und Physiologie der Dipnoër. Jen. Zeitschrift f. Naturw. Bd. XVIII N. F. XI. Bd. 1884.
F. M. Balfour, A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes. London 1878.
F. M. Balfour and W. N. Parker, On the Structure and Development of Lepidosteus. Philos. Trans. of the Royal Society. 1882.
Th. Bischoff, Lepidosiren paradoxa. Leipzig 1840.
Cuvier et Valenciennes, Hist. nat. des poissons. XXII vol. 1828—1848.
C. Emery, Fierasfer. Studi intorno alla Sistematica, l'Anatomia e la Biologia delle specie mediterranee di questo genere. Reale Accademia dei Lincei 1879—80. Anno CCLXXVII.
S. Garman, Chlamydoselachus anguineus Garm. a living species of cladodont shark. Bull. of the Museum of comparat. Zoology at Harvard College. Vol. XII. Nro. 1.
A. Günther, Ceratodus. Philos. Trans. of the Royal Society. Lond. 1871.
C. Hasse, Das natürliche System der Elasmobranchier auf Grundlage des Baues und der Entwicklung ihrer Wirbelsäule. Jena 1879.
Besonderer Theil, I. und II. Liefer. Jena 1882. Ergänzungsheft 1885.
— —, Beitr. zur allgem. Stammesgeschichte der Wirbelthiere. Jena 1883.
B. Hatschek, Studien über Entwicklung des Amphioxus. Arbeiten aus dem Zool. Inst. der Universität Wien, 1882.
A. A. W. Hubrecht und Sagemehl, Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreiches. Abthl. Fische. (Bis jetzt sind nur wenige Lieferungen erschienen).
J. Hyrtl, Lepidosiren paradoxa. Abhdl. d. böhm. Gesellsch. d. Wiss. 1845.

P. Langerhans, Untersuchungen über Petromyzon Planeri. Verhandlungen d. Naturforsch.-Gesellsch. zu Freiburg i/B. 1875.
— —, Zur Anatomie des Amphioxus lanceolatus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII.
Fr. Leydig, 1) Beiträge zur mikrosk. Anatomie und Entw.-Geschichte der Rochen und Haie. Leipzig 1852.
— —, 2) Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin 1853.
— —, 3) Zur Anatomie und Histologie der Chimaera monstrosa. Arch. f. Anat. und Physiologie, 1851.
J. Müller, 1) Ueber den Bau u. die Grenzen d. Ganoiden. Berlin 1846.
— —, Ueber den Bau und die Lebenserscheinungen des Branchiostoma lumbricum. Abhandl. der Berliner Akademie 1844.
— —, Vergl. Anatomie der Myxinoiden. 1833—1843.
J. P. Nuel, Quelques phases du développement du Petromyzon Planeri. Arch. d. Biologie. Vol. II. 1881.
R. Owen, Description of Lepidosiren annectens. Trans. Linn. Soc. XVIII.
T. J. Parker, Studies in New-Zealand Ichthyology. I. On the Skeleton of Regalecus argenteus. Transact. of the Zoologic. Society. Vol. XII. part 1. 1886.
J. A. Ryder, A contribution to the Embryography of osseous fishes with special reference to the development of the Cod (Gadus morrhua). Extracted from the Annual report of the commissioner of fish and fisheries for 1882. Washington 1884.
W. Rolph, Untersuchungen über den Bau des Amphioxus lanceolatus. Morph. Jahrb. Bd. II 1876.
W. Salensky, Entwicklung des Sterlets (Acipenser ruthenus). II Thle. Verhdlg. der naturf. Gesellsch. zu Kasan 1878—1879. Franz. Uebersetzg. im Arch. de Biol. T. II, fasc. 2, 1881.
A. Schneider, Beiträge z. vergl. Anatomie und Entw.-Geschichte der Wirbelthiere. Berlin 1879. (Enthält werthvolle Notizen über Amphioxus, Petromyzon und als Anhang: „Grundzüge einer Myologie der Wirbelthiere“).
W. B. Scott, Beiträge zur Entw.-Geschichte der Petromyzonten. Morphol. Jahrb. Bd. VII.
C. Semper, Die Stammesverwandtschaft der Wirbelthiere und Wirbellosen. Arb. aus d. Zool.-zoot. Inst. zu Würzburg. Bd. II. 1875.
C. Vogt, Embryologie des Salmones. Neuchâtel 1842.
R. Wright, J. Mc Murrich, A. Macallum, T. Mckenzie, Contrib. to the Anatomy of Amiurus. Proceed. Canad. Inst. Toronto. N. S. Vol. II. Nr. 3. Toronto 1884.

Amphibien.

F, Bayer, Ueber das Skelet der Pelobatiden. Ein Beitrag zur vergl. Osteologie der Amphibien. Abhandl. der K. böhm. Gesellsch. der Wissensch. 1884. Böhmischer Text mit deutscher Tafel-Erklärung.
A. Dugès, Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens à leurs différents âges. Paris 1834.
A. Ecker, Icones physiologicae. Leipzig 1851—59.
A. Ecker u. R. Wiedersheim, Die Anatomie des Frosches. Braunschweig 1864—1882.
J. G. Fischer, Anat. Abhandlungen über die Perennibranchiaten und Derotremen. Hamburg 1864.

A. Götte, Entw.-Geschichte der Unke. Leipzig 1875.
C. K. Hoffmann, Amphibien in Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreiches. Leipzig und Heidelberg 1873—1878.
J. Hyrtl, Cryptobranchus japonicus. Schediasma anatomicum. Vindobonae 1865.
F. Leydig, Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin 1853.
M. Rusconi, Histoire naturelle, développement et métamorphose de la Salamandre terrestre. Pavie 1854.
M. Rusconi e Configliachi, Del Proteo anguineo di Laurenti monografia. Pavia 1818.
R. Wiedersheim, 1) Bemerkungen zur Anatomie des Euproctus Rusconii. Annal. del Museo civico di Stor. nat. di Genova. Vol. VII, 1875.
— —, Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.
— —, Salamandrina perspicillata und Geotriton fuscus. Versuch einer vergl. Anatomie der Salamandrinen. Genua 1875.
— —, Zur Anatomie des Amblystoma Weismanni, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXII.

Mehr biologischen Inhaltes sind:

V. Fatio, Faune des Vertébrés de la Suisse. Vol. III. Hist. nat. des Reptiles et des Batraciens. Genève et Bâle 1872.
F. Leydig, 1) Die Anuren Batrachier der deutschen Fauna. Bonn 1877.
— —, Die Molche der württembergischen Fauna. Berlin 1867 und im Arch. f. Naturgeschichte. Bd. XXIII.

Eine der wichtigsten Quellen für die Anatomie der Fische und der Amphibien ist das oben schon erwähnte Handbuch der Zootomie v. Stannius.

Reptilien.

Bojanus, Anatome testudinis europaeae. Vilnae 1819—21.
Duméril et Bibron, Erpétologie générale. Paris 1834—1854.
A. Günther, Contrib. to the Anatomy of Hatteria (Rhynchocephalus). Philos. Trans. 1867.
C. K. Hoffmann, Reptilien in Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreiches.
F. Leydig, Die in Deutschland lebenden Arten d. Saurier. Tübingen 1872.
— —, Ueber die einheimischen Schlangen. Zool. und anatom. Bemermerkungen. Abh. d. Senckenbergischen naturforsch. Gesellsch. Bd. XIII. Frankfurt 1883.
R. Owen, Descript. and illustr. catalogue of the Fossil Reptilia of South Africa.
H. Rathke, Entw.-Geschichte 1) der Natter, 2) der Schildkröten, 3) der Crocodile. (Königsberg 1837, Braunschweig 1848 und 1866).
C. Smalian, Beiträge zur Anatomie der Amphisbaeniden. Zeitschrift f. wiss. Zoologie. Band XLII. 1885.
R. Wiedersheim, Zur Anat. und Phys. des Phyllodactylus europaeus etc. Morph. Jahrb. I 1876.
K. Zittel, Ueber Flugsaurier aus dem lithogr. Schiefer Bayerns. Palaeontographica N. F. IX. 2. (XXIX).

Eine der wichtigsten Quellen für die Anatomie der Reptilien ist das oben schon erwähnte Handbuch der Zootomie von Stannius.

Bezüglich der fossilen Reptilien verweise ich auf die Palaeontographica und andere palaeontol. Zeitschriften.

Vögel.

G. Baur, W. K. Parker's Bemerkungen über Archaeopteryx 1864. Enthält zugleich eine Zusammenstellung der wichtigsten Litteratur über diesen Vogel. Zool. Anzeiger 1886.
G. Cuvier, Leçons d'anatomie comparée. II. édit. T. IV. Paris 1835.
W. Dames, Ueber Archaeopteryx. Palaeontol. Abhdlg. herausgegeb. von W. Dames u. E. Kayser, Bd. II. Heft 3. Berlin 1884.
A. Milne-Edwards, Recherches sur la faune ornithologique éteinte des îles Mascareignes et de Madagascar. 1866—1879.
R. Owen, 1) Aves; in Todd's Cyclopaedia I, 2) On the anatomy of the southern apteryx. Transact. Zool. Soc. Vol. II, III.
A. de Quatrefages, Les Moas et les chasseurs de Moas. Annales des scienc. nat. Zool. u. Palaeontologie T. XVI. Nro. 4. 5. 6. Paris 1883.
E. Selenka, Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreiches. Abtheil.: Vögel. Bis jetzt sind nur wenige Lieferungen erschienen.
F. Tiedemann, Anatomie und Naturgeschichte der Vögel. Heidelberg 1810—1814.

Zahlreiche anatomische Angaben von R. Wagner u. Nitsch finden sich in Naumann's „Naturgeschichte der Vögel Deutschlands."

Alle übrigen Werke über die Vögel befassen sich nur mehr oder weniger mit einzelnen Organsystemen. (Vergl. die Litteratur hierüber).

Säugethiere.

Van Beneden u. Gervais, Ostéographie des Cetacées. Paris 1868—80.
Brandt, Untersuch. über die fossilen und subfossilen Cetaceen Europas. Mém. Acad. Petersbourg, 1873.
Burmeister, Annales del Museo publico de Buenos-Aires, 1884.
L. Camerano, Ricerche intorno all' anatomia di un feto di Otaria jubata (Forster). Memorie della Reale Accademia delle Scienze di Torino. Ser. II. Tom. XXXV. 1882.
E. D. Cope, Report upon the U. St. Geogr. Surveys west of 100th Meridian. Vol. IV. Paleontology, 1877.
Eschricht, Zoologisch-anatomisch-physiologische Untersuchungen über die nordischen Walthiere. Leipzig 1849.
Filhol, Recherches sur les Phosphorites du Quercy. Études sur les fossiles qu'on y rencontre et spécialement les mammifères. Annal. des scienc. géolog. VII. VIII. Mammifères fossiles de St. Gérard le Puy. Ibid. X. — Mammifères de Ronzon, XII.
J. J. Fletscher, Catalogue of papers and works relating to the mammalian orders, Marsupialia and Monotremata. Extracted from Vol. IX. part 3, of the Proceedings of the Linnean Society of New South Wales (Enthält auf 55 Seiten ein ausführl. Litteratur-Verzeichniss über Marsup. u. Monotremen).
L. Frank, Anatomie der Hausthiere. Stuttgart 1871.
Gurlt, Handbuch der vergl. Anatomie der Haussäugethiere. Berlin 1860.
W. Kowalewsky, Sur l'Anchitherium Aurelianense Cuv. (Acad. de St. Petersbourg, 1873). — Osteology of the Hyopotamidae (Philosophic.

transactions, 1873. — Versuch einer natürl. Classification der fossilen Hufthiere. Monographie der Gattung Anthracotherium, Palaeontographica, 1876).
W. Leche, Zur Anatomie der Beckenregion bei Insectivora etc. K. Schwed. Acad. d. Wissensch. Bd. XX. Nr. 4. 1882. (Handelt von den Knochen, Nerven u. Muskeln der genannten Gegend).
J. Leidy, The ancient Fauna of Nebraska, 1853.
— —, Contrib. to the extinct vertebrate fauna of the Western Territories. United States' Geological Survey, I. Washington 1873.
O. C. Marsh, Dinocerata, a extinct order of gigantic Mammals. Washington 1884.
J. F. Meckel, Ornithorhynchi paradoxi descriptio anatomica. Lpz. 1826.
R. Owen, Extinct Mammals of Australia. London 1877, m. 131 Tafeln.
— —, Monography of the fossil Mammalia of the mesozoic formation. Palaeontogr. Society, 1871.
Rapp, 1) Anatomische Untersuchungen über die Edentaten. 2) Die Cetaceen. Stuttgart und Tübingen 1837.
L. Rütimeyer, Die Fauna der Pfahlbauten der Schweiz. Basel 1861.
— —, Beiträge zur Kenntniss der fossilen Pferde. Basel 1863.
— —, Versuch einer natürl. Geschichte des Rindes. Abh. der Schweiz. paläont. Gesellsch. Bd. XXII. 1877 fg.
— —, Die natürl. Geschichte der Hirsche. Ebendaselbst 1880.
O. Schmidt, Die Säugethiere in ihrem Verhältniss zur Vorwelt (Internat. wissensch. Bibliothek. LXV. Band). Leipzig 1884.
M. Weber, Studien über Säugethiere. Ein Beitrag zur Frage nach dem Ursprung der Cetaceen. Jena 1886.
Bezüglich der übrigen zahlreichen Monographieen Owen's, Milne-Edward's, Camper's, Peters', Duvernoy's u. v. a. vergl. die Schriften der deutschen, englischen, französischen und holländischen Academieen u. Gesellschaften.

Litteraturangaben über die einzelnen Organsysteme.

A. Integument [1]).

a) Fische.

G. Fritsch [1]), Die äussere Haut und die Seitenorgane des Zitterwelses (Malopterurus electricus). Sitz.-Ber. d. K. Preuss. Acad. der Wissensch. XXII. 1886. (Konnte im Text nicht mehr berücksichtigt werden).
A. A. W. Hubrecht. Fische; in Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreiches.
P. Langerhans, Unters. über Petromyzon Planeri. Verhandl. der naturf. Gesellsch. zu Freiburg i/Br. 1875.
— —, Unters. über den Bau des Amphioxus lanceolatus. Morph. Jahrb. Bd. II. 1876.
F. Leydig, Anat.-hist. Unters. über Fische und Reptilien. Berlin 1853.
— —, Beiträge z. mikr. Anat. und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig 1852.
— —, Die augenähnlichen Organe der Fische. Bonn 1881.
— —, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankfurt 1857.

1) Vergl. auch die Litteraturangaben über die Sinnesorgane.

F. Leydig, Neue Beitr. zur anatomischen Kenntniss der Hautdecke und Sinnesorgane der Fische. Halle 1879.

— —, Zur Anatomie und Histologie der Chimaera monstrosa. Arch. f. mikr. Anat. Bd. III. 1867.

J. List, Ueber Wanderzellen im Epithel. Zool. Anzeig. Nr. 198. VIII. Jahrg. 1885. Vergl. auch Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXV.

W. Rolph, Untersuchungen über den Bau des Amphioxus lanceolatus. Morph. Jahrb. Bd. II. 1876.

F. E. Schulze, Epithel- u. Drüsenzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. III.

— —, Ueber cuticulare Bildungen und Verhornungen von Epithelzellen bei Wirbelthieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. V (erstreckt sich auch auf andere Wirbelthierklassen).

M. Schultze, Die kolbenförmigen Gebilde in der Haut von Petromyzon und ihr Verhalten im polaris. Licht. Arch. f. Anat. u. Phys. 1861.

B. Solger, Zur Kenntniss der Verbreitung von Leuchtorganen bei Fischen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIX.

b) Amphibien.

J. Carrière, Die postembryonale Entwicklung der Epidermis des Siredon pisciformis. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIV 1884.

A. Ecker u. R. Wiedersheim, Die Anatomie des Frosches. Braunschweig 1864—82. Osteologie und Myologie in II. Aufl. 1886.

B. Haller, Ueber das blaue Hochzeitskleid des Grasfrosches. Zool. Anz. Nro. 207. 1885.

C. K. Hoffmann, Bronn's Classen u. Ordnungen d. Thierreiches. Abth. Amphibien.

P. Langerhans, Ueber die Haut der Larve v. Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IX.

F. Leydig, Die Anuren Batrachier der deutschen Fauna. Bonn 1877.

— —, Die Hautdecke und Hautsinnesorgane der Urodelen. Morph. Jahrb. Bd. II. 1876.

— —, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankfurt 1857.

— —, Ueber die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. 1876.

Paulicki, Ueber die Haut des Axolotls. Archiv für mikr. Anat. Band XXIV. 1884.

W. Pfitzner, Die Epidermis d. Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. VI. 1880.

— —, Die Leydig'schen Schleimzellen in der Epidermis der Larve von Salamandra maculosa. Inaug.-Diss. Kiel 1879.

R. Wiedersheim, Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.

— —, Die Kopfdrüsen der geschwänzten Amphibien und die Glandula intermaxillaris der Anuren. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. XXVII.

c) Reptilien.

A. Batelli, Beiträge zur Kenntniss des Baues der Reptilienhaut. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVII.

H. Blanchard, Recherches sur la structure de la peau des lézards. Bull. de la Soc. zool. de France 1880.

M. Braun, Zur Bedeutung der Cuticularborsten auf den Haftlappen der Geckotiden. Arch. aus d. zool.-zoot. Institut in Würzburg. Bd. IV.

O. Cartier, Studien über den feineren Bau der Haut bei den Reptilien. Verhdl. der phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg. N. F. III, V.
C. K. Hoffmann, Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreiches. Abthl.: Reptilien.
C. Kerbert, Ueber die Haut der Reptilien und anderer Wirbelthiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIII.
Lvoff, Beitr. zur Histologie der Haut der Reptilien. Bulletin, Moscou 1885.

d) Vögel.

F. Leydig, Lehrbuch der Histologie. Frankfurt 1857.
Th. Studer, Die Entwicklung der Federn. Inaug.-Diss. Bern 1873.
— —, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Feder. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXX.
W. Dames, Ueber Archaeopteryx (vergl. die allg. Uebersicht der Vogel-Litteratur).

e) Säuger (Milchdrüsen).

J. E. V. Boas, Ein Beitrag zur Morphologie der Nägel, Krallen, Hufe u. Klauen der Säugethiere. Morphol. Jahrb. Bd. IX. 1884.
R. Bonnet, Haarspiralen und Haarspindeln. Morphol. Jahrb. Bd. XI.
R. Blanchard, Sur un cas de polymastie et sur la signification des mamelles surnuméraires. Bull. de la Société d'anthropologie, Seance du 19. Mars 1885.
C. Creighton, On the Development of the Mamma etc. Journal of Anat. and Physiol. Vol. XI.
R. v. Dombrowski, Geweihe und Gehörne. Naturwissenschaftl. Studie. Wien 1885. Mit 40 Tafeln in Thondruck.
A. Ecker, Ueber abnorme Behaarung des Menschen etc. Gratul.-Schrift für v. Siebold, 1878. Abgedr. im „Globus" 1878.
— —, Der Steisshaarwirbel (Vertex coccygeus), die Steissbeinglatze (Glabella coccygea) und das Steissbeingrübchen (Foveola coccygea) etc. Arch. f. Anthropologie. Bd. XII.
Eschricht, Ueber die Richtung der Haare am menschlichen Körper. Arch. f. Anat. und Physiol. 1837.
F. Feiertag, Ueber die Bildung der Haare. Inaug.-Diss. Dorpat 1875.
W. Flemming, Ein Drillingshaar mit gemeinsamer innerer Wurzelscheide. Monatshefte für pract. Dermatologie. II. Bd. Nro. 6. 1883.
C. Gegenbaur, Zur genauern Kenntniss der Zitzen der Säugethiere. Morphol. Jahrb. Bd. I. 1876.
— —, Zur Morphologie des Nagels. Morph. Jahrb. Bd. X. 1885.
K. Graff, Vergl. anatom. Unters. über den Bau der Hautdrüsen der Haussäugethiere und des Menschen. Inaug.-Diss. Leipzig 1879.
Th. v. Hessling, Ueber die Brunftfeige der Gemse. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VI.
M. Huss, Beiträge zur Entw. der Milchdrüsen etc. Jenaische Zeitschr. Bd. VII.
H. Klaatsch, Zur Morphologie der Säugethierzitzen. Morphol. Jahrb. Bd. IX. 1883.
Leichtenstern, Ueber überzählige Brüste. Arch. f. pathol. Anat. 1878.
F. Leydig, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankfurt 1857.

F. Leydig, Ueber die äusseren Bedeckungen der Säugethiere. Arch. f. Anat. und Physiol. 1859.

A. Rauber, Ueber den Ursprung der Milch und die Ernährung der Frucht im Allgemeinen. Leipzig 1879.

G. Rein, Unters. über d. embr. Entw.-Geschichte der Milchdrüse. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XX und XXI. 1882.

P. Unna, Beitr. zur Histologie und Entw.-Geschichte der menschlichen Oberhaut und ihrer Anhangsgebilde. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. 1876.

W. Waldeyer, Atlas der menschl. u. thierischen Haare sowie der ähnlichen Fasergebilde. Herausg. v. J. Grimm in Offenburg. Lahr 1884.

R. Zander, Die frühesten Stadien der Nagelentwicklung und ihre Beziehungen zu den Digitalnerven. Arch. f. Anat. u. Entw.-Gesch. Jahrgang 1884.

B. Hautskelet.

E. Göldi, Kopfskelet und Schultergürtel von Loricaria cataphracta, Balistes capriscus u. Acipenser ruthenus. Jen. Zeitschr. f. Naturwissenschaft. Bd. XVII. N. F. X. Bd. 1884.

O. Hertwig, Ueber Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier. Jenaische Zeitschr. Bd. VIII. N. F. I.

— —, Ueber das Hautskelet der Fische (3 Aufsätze). Morphol. Jahrb. Bd. II, 1876, Bd. V, 1879, Bd. VII, 1881.

C. K. Hoffmann, Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreiches. Abthl.: Reptilien. (Hautskelet der Schildkröten).

R. Wiedersheim, Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.

— —, Zur Histologie der Dipnoërschuppen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVIII. 1880.

Ueber den Hauptpanzer fossiler Fische, Amphibien und Reptilien handeln:

H. Credner, Die Stegocephalen (Labyrinthodonten) aus dem Rothliegenden des Plauen'schen Grundes bei Dresden. Zeitschr. der deutschen geolog. Gesellsch. 1881—1885.

O. Fraas, Aëtosaurus ferratus Fr. Die gepanzerte Vogelechse aus dem Stubensandstein bei Stuttgart. Stuttgart 1877.

A. Fritsch, Die Reptilien und Fische der böhmischen Kreideformation. Prag 1878.

— —, Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens. Prag 1879—85. (Von diesem noch in Fortsetzung begriffenen, grossartig angelegten Werke sind bis jetzt die Amphibien vollständig erschienen).

O. C. Marsh, Zahlreiche Aufs. in American Journal of Sciences and arts.

H. v. Meyer, Zahlreiche Aufsätze in Palaeontographica, z. B. in Bd. VI. Archegosaurus.

L. Rütimeyer, Ueber den Bau von Schale und Schädel bei lebenden und foss. Schildkröten. Verhdlg. d. naturf. Ges. in Basel, VI, 1.

Zahlreiche, z. gr. Th. aus der Feder Huxley's u. Owen's stammende Abhdl. finden sich in versch. engl. Akademie- und Gesellschaftsschriften.

Vergl. auch die schönen Arbeiten Dollo's über fossile Reptilien. Sie finden sich alle in dem Bulletin du Musée royal d'histoire naturelle de Belgique von 1882 an. Am wichtigsten darunter ist die „Troisième note sur les Dinosauriens de Bernissart“, tome II. 1883.

C. Inneres Skelet.

1) Wirbelsäule.

a) Fische.

A. Agassiz, On the young stages of osseous fishes. Proceed. of the americ. acad. of arts and sciences. Vol. XIII und XIV.

L. Agassiz, Rech. sur les poissons fossiles. Neuchâtel, 1833—1843.

F. M. Balfour, A Monograph of the Development of Elasmobranch Fishes. London 1878.

F. M. Balfour and W. N. Parker, On the Structure and Development of Lepidosteus. Philos. transact. of the Royal Society. II, 1882.

E. Calberla, Ueber die Entw. d. Medullarrohres und der Chorda dorsalis der Teleostier und Petromyzonten. Morphol. Jahrb. Bd. III, 1877.

O. Cartier, Beitr. z. Entw.-Geschichte der Wirbelsäule. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXV. Suppl. 1875.

C. Gegenbaur, Ueber das Skeletgewebe der Cyclostomen. Jenaische Zeitschr. Bd. V.

— —, Ueber die Entw. der Wirbelsäule des Lepidosteus mit vergl. anat. Bemerkungen. Ebendaselbst, Bd. III.

A. Götte, Beiträge zur vergl. Morphologie des Skeletsystems der Wirbelthiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XV. 1878.

— —, Entw.-Geschichte der Unke. Leipzig 1875.

B. Grassi, Beitr. z. näheren Kenntniss der Entwicklung der Wirbelsäule der Teleostier. Morphol. Jahrb. Bd. VIII. 1882.

C. Hasse, Die fossilen Wirbel. Morph. Jahrb. II (1876), III (1877), IV (1878). Vergl. auch die in der allgemeinen Uebersicht über die Fisch-Litteratur aufgeführten Arbeiten dieses Autors.

A. A. W. Hubrecht und Sagemehl, Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreiches. Abthlg.: Fische.

A. Kölliker, Ueber die Beziehung der Chorda zur Bildung der Wirbel der Selachier und einiger anderer Fische. Verhandlg. der phys.-med. Gesells. zu Würzburg. Bd. X.

— —, Weitere Beobachtungen über die Wirbel der Selachier. Abhdlg. der Senckenberg. Gesellsch. zu Frankfurt. Bd. V.

— —, Ueber das Ende der Wirbelsäule der lebenden Teleostier und einiger Ganoiden. Gratul.-Schrift f. d. Univ. Basel 1860.

P. Langerhans, Unters. üb. Petromyzon Plan. Verhdlg. d. naturf. Gesellsch. zu Freiburg i/B. 1875.

F. Leydig, Anat.-hist. Unters. über Fische und Reptilien. Berlin 1853.

P. Mayer, Die unpaaren Flossen der Selachier. Mitth. d. Zool. Stat. zu Neapel VI. Bd. 1885. Enthält unter anderem auch sehr werthvolle Notizen über die Wirbelsäule.

Aug. Müller, Beobacht. z. vergl. Anat. der Wirbelsäule. Arch. f. Anat. und Physiol. 1853.

J. Müller, Vergl. Anatomie der Myxinoiden. Berlin 1834—1845.

W. Müller, Ueber den Bau der Chorda dorsalis. Jenaische Zeitschr. 1871.

W. Rolph, Untersuchungen über den Bau des Amphioxus lanc. Morphol. Jahrb. Bd. II. 1876.

A. Schneider, Beiträge z. vergl. Anat. und Entw.-Geschichte der Wirbelthiere. Berlin 1879. (Enthält Beitr. f. Amphioxus u. die Cyclostomen).

H. Stannius, Handb. der Anatomie d. Wirbelthiere. I. Die Fische. 1854.

b) DIPNOER.

Th. Bischoff, Lepidosiren paradoxa. Leipzig 1840.
A. Günther, Description of Ceratodus Forsteri. Philos. Transact. of the Royal Society. London 1871.
J. Hyrtl, Lepidosiren paradoxa. Prag 1845.
R. Owen, Description of the Lepidosiren annectens. Linnean Soc. Vol. XVIII, 1839.
R. Wiedersheim, Das Skelet und Nervensystem von Lepidosiren annectens (Protopterus). Morphol. Studien. H. I. Jena 1880.

c) AMPHIBIEN UND REPTILIEN.

P. Albrecht, Ueber einen Processus odontoides des Atlas bei den urodelen Amphibien. Centralbl. f. die medic. Wissenschaft. 1878.
— —, Ueber den Proatlas, einen zwischen dem Occipitale und dem Atlas der amnioten Wirbelthiere gelegenen Wirbel, und den Nervus spinalis I s. proatlanticus. Zool. Anzeiger. Bd. III. 1880.
— —, Note sur la présence d'un rudiment de Proatlas sur un exemplaire de Hatteria punctata. Extr. du Bull. d. Musée royale d'hist. nat. de Belgique. Tome II. 1883.
— —, Notes sur une hémivertèbre gauche surnuméraire de Python Sebae. Extr. d. Bull. d. Musée royale d'hist. nat. d. Belgique. Tome II. 1883.
— —, Note sur le basi-occipital des batraciens anoures. Extr. d. Bull. d. Musée royale d'hist. nat. d. Belgique. Tome II. 1883.
E. Blessig, Eine morph. Untersuchung über die Halswirbelsäule der Lacerta vivipara. Inaug.-Dissert. Dorpat 1885.
C. Claus, Beitr. z. vergl. Osteologie der Vertebraten. Sitz.-Ber. d. Kais. Akademie d. Wissensch. zu Wien. I. Abthlg. Bd. LXXIV. 1876.
A. Ecker & R. Wiedersheim, Die Anatomie des Frosches. Braunschweig 1864—82.
P. Fraisse, Beitr. zur Anatomie des Pleurodeles Waltlii. Arb. aus d. zool.-zoot. Inst. zu Würzburg. Bd. V.
— —, Eigenthümliche Structurverhältnisse im Schwanz erwachsener Urodelen. Zool. Anz. III. Jahrg. 1880.
C. Gegenbaur, Unters. z. vergl. Anatomie der Wirbelsäule der Amphibien und Reptilien. Leipzig 1862.
— —, Ueber Bau und Entwicklung der Wirbelsäule bei Amphibien überhaupt und beim Frosche insbes. Halle 1861.
A. Götte, Entw.-Geschichte der Unke. Leipzig 1875.
C. K. Hoffmann, Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreiches. Abthl.: Amphibien und Reptilien. Leipzig und Heidelberg 1873—1883.
— —, Beitr. z. vergl. Anatomie d. Wirbelthiere. Niederl. Arch. f. Zool. Bd. IV.
C. Hasse, Anatomische und palaeontologische Ergebnisse. Leipzig 1878.
O. C. Marsh, Versch. Artikel über fossile Reptilien und Vögel. Americ. Journ. of Science and arts. Vol. XV—XXIII. Von besonderem Interesse ist der Artikel „The wings of Pterodactyles". Vol. XXIII.
H. Stannius, Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. II. Reptilien. 1854.
Leon Vaillant, Mém. sur la disposition des vertèbres cervicales des chéloniens. Ann. scienc. nat. zool. art. No. VII.
R. Wiedersheim, Salamandrina perspicillata etc. Versuch einer vergl. Anatomie der Salamandrinen. Genua 1875. Annali del Museo civico. Vol. VII.
— —, Das Kopfskelet der Urodelen etc. Morph. Jahrb. Bd. III. 1877.
— —, Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.

R. Wiedersheim, Labyrinthodon Rütimeyeri etc. Abhdlg. d. schweiz. paläont. Gesellschaft. Vol. V. 1878.

— —, Zur Anatomie des Amblystoma Weismanni. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXII.

— —, Das Skelet von Pleurodeles Waltlii. In: Morph. Studien. Heft I. Jena 1880.

K. Zittel, Ueber Flugsaurier aus dem lithogr. Schiefer Baierns. Palaeontograhica. Bd. XXIX.

Vergl. ferner die verschiedenen palaeontologischen Zeit- und Gesellschaftsschriften, wie namentlich die oben schon erwähnten Palaeontographica.

d) VÖGEL.

C. Gegenbaur, Beiträge zur Kenntniss des Beckens der Vögel etc. Jenaische Zeitschr. Bd. VI.

C. Hasse & Schwarck, Stud. zu vergl. Anat. d. Wirbelsäule etc. in „Hasse, Anatomische Studien, H. I.“

O. C. Marsh, Odontornithes, A Monograph on the extinct toothed birds of North-America. Washington 1880.

— —, Jurassic birds and their allies. Americ. Journ. of Science and arts. Vol. XXII.

R. Owen, Archaeopteryx lithographicus. Philos. Transact. of the Royal Society. London 1863.

e) SÄUGETHIERE.

P. Albrecht, Die Epiphysen und die Amphiomphalie der Säugethierwirbelkörper. Zool. Anzeiger. Leipzig 1879.

— —, Note sur un sixième costoide cervical chez un jeune Hippopotamus amphibius. Extr. du Bull. du Musée royale d'histoire naturelle de Belgique. Tome I. 1882.

— —, Ueber die Wirbelkörperepiphysen und Wirbelkörpergelenke zwischen dem Epistropheus. Atlas und Wirbelkörpergelenke zwischen dem Epistropheus, Atlas und Occipitale der Säugethiere. Comptes rendus des internat. medic. Congresses. Kopenhagen 1884.

— —, Ueber die Chorda dorsalis und sieben knöcherne Wirbelcentren im knorpel. Nasenseptum eines erwachsenen Rindes. Biolog. Centralbl. Bd. V. No. 5 u. 6.

A. Ecker, Der Steisshaarwirbel, die Steissbeinglatze und das Steissbeingrübchen etc. Arch. f. Anthropologie. Bd. XII.

H. Fol, Sur la queue de l'embryon humain. Comptes rendus. 1885.

A. Froriep, Zur Entwickl.-Geschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipital-Region. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1886. (Handelt auch über die Vogelwirbelsäule.)

L. Gerlach, Ein Fall von Schwanzbildung bei einem menschl. Embryo. Morph. Jahrb. Bd. VI.

C. Hasse & Schwarck, Studien zur vergl. Anatomie der Wirbelsäule u. s. w. Hasse, Anat. Studien. Heft I.

A. Kölliker, Ueber die Chordahöhle und die Bildung der Chorda beim Kaninchen. Sitzungsber. der Würzb. Phys.-med. Gesellsch. 1883.

H. Leboucq, Recherches s. l. mode de Disparition de la corde dorsale chez les Vertébrés supérieurs. Arch. de Biologie, vol. I. 1880.

C. Rosenberg, Ueber die Entwicklung der Wirbelsäule und das Centrale Carpi des Menschen. Morph. Jahrb. Bd. I. 1876.

2) Rippen und Sternum.

P. Albrecht, Ueber die im Lauf der phylogenetischen Entwicklung entstandene, angeborene Spalte des Brustbeinhandgriffes des Brüllaffen. Sitz.-Ber. d. Königl. preuss. Acad. d. Wiss. zu Berlin. XX. 1885.

K. Bardeleben, Ueber das Episternum des Menschen. Sitz.-Ber. Jenaisch. Gesellsch. f. Medic. u. Naturwiss. 1879.

R. Blanchard, La septième côte cervicale de l'homme. Revue scientif. 1885. (3e série). No. 23.

C. Claus, Beiträge zur vergl. Osteologie der Vertebraten. Sitz.-Ber. der K. Acad. d. Wiss. zu Wien. Bd. LXXIV. 1876.

W. Dames, Ueber Archaeopteryx. Vergl. die allgemeine Litteratur-Uebersicht über die Vögel.

A. E. Fick, Zur Entw.-Geschichte d. Rippen und Querfortsätze. Arch. f. Anat. und Phys. 1879.

C. Gegenbaur, Ueber die epistern. Skelettheile und ihr Vorkommen bei d. Säugethieren und beim Menschen. Jenaische Zeitschr. Bd. I.

A. Götte, Beiträge zur. vergl. Morphologie des Skeletsystems der Wirbelthiere. Arch. f. mik. Anat. Bd. XV. pag. 143—147.

— —, Beiträge zur vergl. Morphologie des Skeletsystems der Wirbelthiere. Brustbein und Schultergürtel. Arch. f. mik. Anat. Bd. XIV.

C. Hasse & G. Born, Bemerkungen über die Morphologie der Rippen. Zool. Anz. 1879.

C. K. Hoffmann, Beiträge zur vergl. Anatomie d. Wirbelthiere. Niederländ. Arch. f. Zoologie. Bd. IV, V.

Vergl. denselben Autor in der Abtheilung Amphibien und Reptilien von Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs.

B. Lindsay, On the avian Sternum. Proceed. of the Zoolog. Soc. of London 1885.

W. K. Parker, A monograph on the structure and development of the shoulder-girdle and sternum. Ray Soc. 1867.

H. Rathke, Ueber den Bau und die Entwickelung des Brustbeins der Saurier. Königsberg, 1853.

G. Ruge, Untersuchungen über Entwickelungsvorgänge am Brustbeine und an der Sternoclavicularverbindung des Menschen. Morph. Jahrb. Bd. VI. 1880.

3) Schädel.

a) FISCHE.

F. Ahlborn, Ueber die Segmentation des Wirbelthierkörpers. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1884.

A. Dohrn, Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. Mitth. aus d. Zool. Station zu Neapel. Bd. III, H. 1, 2., Bd. V, H. 1. Bd. VI. H. 1.

C. Gegenbaur, Unters. z. vergl. Anat. d. Wirbelthiere. III. H. Das Kopfskelet der Selachier. Leipzig 1872.

— —, Ueber das Kopfskelet von Alecocephalus rostratus Risso. Festgabe des Morphol.-Jahrb. Leipzig 1878.

A. A. W. Hubrecht und Sagemehl, Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreiches. Abth. Fische.

T. H. Huxley, The nature of the craniofacial apparatus of Petromyzon. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. X.

v. Kein, Beitr. zur Bildung des Schädels der Knochenfische. Jahresb. d. Vereins für vaterländ. Naturkunde in Württemberg. 1884—1886.

J. Müller, Vergl. Anat. der Myxinoiden. Berlin 1834—1845.

W. K. Parker, On the structure and development of the skull in Sharks and Scates. Trans. Zool. Soc. Vol. X. Pt. IV.

— —, On the Skeleton of the Marsipobranch Fishes. Part 1. The Myxinoids (Myxine and Bdellostoma). Part II. Petromyzon. Philos. Transact. of the Royal Society. Part II. 1883.

— —, On the structure and development of the skull in Sturgeons. Philos. Transact. of the Royal. Society. London 1882.

— —, On the development of the skull in Lepidosteus osseus. Philos. Transact. of the Royal Society. London 1882.

W. K. Parker & G. T. Betany, Die Morphologie des Schädels. Ins Deutsche übersetzt von B. Vetter. Stuttgart 1879. (Dieses Werk umfasst sämmtliche Wirbelthierklassen.)

G. Pouchet, Du développement du squelette des poissons osseux. Journ. de l'anat. et de la physiol. 1878.

E. Rosenberg, Unters. über die Occipitalregion des Cranium und den proximalen Theil der Wirbelsäule einiger Selachier. Eine Festschrift. Dorpat 1884.

— —, Ueber das Kopfskelet einiger Selachier. Sitz-Ber. der Dorpater Naturforsch. Gesellsch. Jahrg. 1886.

M. Sagemehl, Beiträge zur vergl. Anat. der Fische. Morphol. Jahrb. Bd. IX und X. 1884, 1885. (Enthält auch wichtige Notizen über das Nervensystem (Sinnesorgane und Hirnnerven).

H. Stannius, Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. I. Abthlg.: Fische.

Ph. Stöhr, Zur Entw.-Geschichte des Kopfskelets der Teleostier. Aus der Festschrift zur Feier des 300jähr. Bestehens der Universität Würzburg. Leipzig 1882.

J. A. Vrolik, Studien über die Verknöcherung und die Knochen des Schädels der Teleostier. Niederl. Arch. f. Zool. Vol. I.

J. Walther, Die Entwickelung der Deckknochen am Kopfskelet des Hechtes. Jenaische Zeitschr. XVI. N. F. IX.

J. W. van Wyhe, Ueber das Visceralskelet und die Nerven des Kopfes der Ganoiden und von Ceratodus. Niederl. Arch. f. Zoologie, Bd. V, Heft. 3. 1882.

— —, Ueber die Mesodermsegmente und die Entwickelung der Nerven des Selachierkopfes. Veröffentl. durch die königl. Academie der Wissensch. zu Amsterdam. 1882.

b) DIPNOËR.

Vergl. die bei der Wirbelsäule angeführte Litteratur (Bischoff, Günther, Hyrtl, Wiedersheim).

c) AMPHIBIEN.

G. Born, Ueber die Nasenhöhlen und den Thränennasengang der Amphibien. Bresl. Habil.-Schrift. Leipzig 1877. Abgedr. im Morphol. Jahrb. Bd. II. 1876.

A. Dugés, Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens. Paris 1835.

A. Ecker & R. Wiedersheim, Die Anatomie des Frosches. Braunschweig 1864—1882.

J. G. Fischer, Anat. Abhandlungen über die Perennibranchiaten und Derotremen. Hamburg 1864.

A. Fritsch, Fauna der Gaskohle etc. Prag 1879—1881.

A. Götte, Entw.-Geschichte der Unke. Leipzig 1875.

O. Hertwig, Ueber das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skelets der Mundhöhle. Arch. f. mikr. Anat. Vol. XI. Suppl.-H. 1874.

C. K. Hoffmann, Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreiches. Abthlg.: Amphibien.

T. H. Huxley, On the structure of the skull and of the heart of Menobranchus lateralis. Proc. Zool. Soc. London 1874, pt. II.

J. Hyrtl, Cryptobranchus japonicus. Schediasma anatomicum. Vindobonae 1865.

W. K. Parker, On the structure and development of the skull in the Urodelous Amphibia. pt. I. Philos. Trans. of the Royal Society. London 1877.

— —, On the structure and development of the skull of the common Frog. Philos. Trans. of the Royal Society. London 1871.

— —, On the structure and development of the skull in the Batrachia pt. II, Philos. Trans. 1881.

— —, On the structure and development of the skull in the Batrachia pt. III. Philos. Trans. 1881.

C. B. Reichert, Vergl. Entw.-Geschichte des Kopfes der nackten Amphibien. Königsberg 1838.

H. Stannius, Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. II. Reptilien. 1854.

Ph. Stöhr, Zur Entw.-Geschichte des Urodelenschädels. Würzburger Habil.-Schrift 1879. Abgedr. in d. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIII.

— —, Zur Entw.-Geschichte des Anurenschädels. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVI.

R. Wiedersheim, Salamandrina perspicillata etc. Versuch einer vergl. Anatomie der Salamandrinen. Genua 1875.

— —, Das Kopfskelet der Urodelen. Morph. Jahrb., Bd. III, 1877.

— —, Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.

— —, Zur Anatomie des Amblystoma Weismanni. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXII.

— —, Bemerkungen zur Anatomie des Euproctus Rusconii (Triton platycephalus). Annali del Mus. civ. Vol. VII, Genua 1875.

— —, Das Skelet von Pleurodeles Waltlii. Morph. Studien, Heft I.

d) REPTILIEN.

A. Günther, Contrib. to the Anatomy of Hatteria (Rhynchocephalus). Philos. Transact. of the Roy. Soc. London 1867.

C. K. Hoffmann, Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreiches. Abthl. Reptilien.

F. Leydig, Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.

W. K. Parker, On the structure and development of the skull in the common Snake. Philos. Transact. of the Royal Society. London 1878.

— —, On the structure and development of the skull in the Lacertilia. Philos. Trans. 1879.

— —, The development of the Green Turtle. The Zoology of the Voyage of H. M. S. Challenger. Vol. I, pt. V.

— —, On the structure and development of the skull in the Crocodilia. Transact. Zool. Society. Vol. XI, part IX. 1883.

H. Rathke, Entwickelung der Natter. Königsberg 1839.

H. Stannius, Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. II. Reptilien, 1854.

R. Wiedersheim, Zur Anat. und Physiol. des Phyllodactylus europ. Morphol. Jahrb., Bd. I. 1876.

e) VOGEL.

F. M. Balfour & M. Forster, Grundzüge der Entw.-Geschichte der Thiere. Deutsche Ausgabe von N. Kleinenberg. Leipzig 1876.

W. Dames, Ueber Archaeopteryx, vergl. die allgem. Uebersicht über die Vogellitteratur.

A. Kölliker, Entw.-Geschichte des Menschen und der höheren Thiere. II. Aufl. Leipzig 1878.

— —, Grundriss der Entw.-Geschichte des Menschen und der höheren Thiere. Leipzig 1880.

W. K. Parker, On the structure and development of the skull of the common fowl. Philos. Transact. of the Roy. Soc. London 1869.

E. Selenka und H. Gadow, Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreiches. Abthlg. Vögel.

Ueber den Schädel fossiler Vögel vergl. die bei der Vogel-Wirbelsäule angeführte Litteratur.

f) SÄUGER.

P. Albrecht, Sur la fente maxillaire double sousmuqueuse et les 4 os intermaxillaires de l'Ornithorhynche adulte normal. Bruxelles 1883.

— —, Mémoire sur le basiotique, un nouvel os de la base du crane, situé entre l'occipital et le sphénoide, présenté à la société pathologique de Bruxelles. Bruxelles 1883.

— —, Sur les 4 os intermaxillaires, le bec-de-lièvre et la valeur morphologique des dents incisives supérieures de l'homme. Bruxelles 1883.

— —, Sur la valeur morphologique de l'articulation mandibulaire, du cartilage de Meckel et des osselets de l'ouïe avec essai de prouver que l'écaille du temporal des mammifères est composée primitivement d'un squamosal et d'un quadratum. Bruxelles 1883.

F. Decker, Ueber den Primordialschädel einiger Säugethiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVIII, 1884.

E. Dursy, Entw.-Geschichte des Kopfes des Menschen und der höheren Wirbelthiere. Tübingen 1869.

C. G. Giebel, Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreiches. Abthlg.: Säugethiere.

Hallmann, Die vergl. Anatomie des Schläfenbeins. 1837.

Harrison Allen, On a revision of the ethmoid bone in the Mammalia. Bull. of the Museum of comp. Zoölogy, at Harvard College. Vol. X. No. 3.

C. Hartlaub, Beiträge zur Kenntniss der Manatus-Arten. Zoolog. Jahrb. Bd. I. 1886.

G. Joseph, Morphol. Studien am Kopfskelet des Menschen und der Wirbelthiere. Breslau 1873.

A. Kölliker, Entw.-Geschichte des Menschen und der höheren Thiere. 2. Aufl. Leipzig 1879.

— —, Grundriss der Entw.-Geschichte des Menschen und der höheren Thiere. Leipzig 1880.

J. Lucae, Die Sutura transversa squamae occipitis. Abhdlg. der Senckenberg'schen Gesellschaft. 1883.

O. C. Marsh, Dinocerata. Vergl. die allgemeine Uebersicht über die Säugethier-Litteratur.

R. Neuner, Ueber angebliche Chordareste in der Nasenscheidewand des Rindes. Inaug.-Dissert. München 1886.

W. K. Parker, On the structure and development of the skull in the pig. Philos. Trans. 1874.

W. K. Parker, On the structure and development of the skull in the Mammalia. Part II. Edentata. Proc. of the Royal Soc. No. 232, 1884 and part III. Insectivora, ebendaselbst, No. 235, 1885.
L. Rütimeyer, Ueber das zahme Schwein und das Hausrind. Verhdlg. d. naturf. Gesellsch. in Basel. VII, 1; 1882.
— —, Beiträge zur Geschichte der Hirschfamilie. I. Schädelbau. Verhdlg. d. naturf. Ges. in Basel. VI, 3; 1877.
W. Salensky, Beitr. z. Entw.-Geschichte der knorpeligen Gehörknöchelchen bei Säugethieren. Morphol. Jahrb., Bd. VI.
H. Spöndli, Ueber den Primordialschädel der Säugethiere und des Menschen. Inaug.-Dissert. Zürich 1846.

4) Schultergürtel.

A. Dohrn, Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. VI. Die paarigen und unpaaren Flossen der Selachier. Mittheil. aus der Zoolog. Station zu Neapel V. Band, 1. Heft. 1886.
A. Dugés, Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens à leurs différents âges. Paris 1835.
C. Gegenbaur, Unters. zur vergl. Anatomie der Wirbelthiere: Schultergürtel der Wirbelthiere. Brustflosse der Fische. Leipzig 1865.
A. Götte, Beiträge zur vergl. Morphologie des Skeletsystems der Wirbelthiere: Brustbein und Schultergürtel. Arch. f. mik. Anat. Bd. XIV. 1877.
C. K. Hoffmann, Beiträge zur vergl. Anatomie der Wirbelthiere. Niederländ. Arch. f. Zool. Vol. V. 1879.
W. K. Parker, A Monograph on the structure and development of the Shoulder Girdle and Sternum in the Vertebrata. Ray Society 1868.
A. Sabatier, Comparaison des ceintures et des membres antérieurs et postérieurs dans la Série des Vertébrés. Montpellier 1880.
G. Swirski, Unters. über die Entwickelung des Schultergürtels und des Skelets der Brustflosse des Hechtes. Inaug.-Dissert. Dorpat 1880.
R. Wiedersheim, Salamandrina perspicillata und Geotriton fuscus etc. Genua 1875.
— —, Das Skelet und Nervensystem von Lepidosiren annectens. Morph. Studien, Heft I, Jena 1880.

5) Beckengürtel.

P. Albrecht, Note sur le pelvisternum des Edentés. Bruxelles 1883.
A. Bunge, Unters. zur Entwickelung des Beckengürtels der Amphibien, Reptilien und Vögel. Inaug.-Dissert. Dorpat 1880.
A. Dohrn, Vergl. die beim Schultergürtel aufgeführte Arbeit dieses Autors.
C. Gegenbaur, Ueber den Ausschluss des Schambeines von der Pfanne des Hüftgelenkes. Morphol. Jahrb., Bd. II. 1876.
— —, Beitr. z. Kenntniss des Beckens der Vögel. Jenaische Zeitsch., Bd. VI.
F. Hilgendorf, Das Ileo-Sacral-Gelenk der zungenlosen Frösche (Pipa, Dactylethra). Gesellsch. naturf. Freunde. Sitzung vom 19. Februar 1884.
C. K. Hoffmann, Beitr. z. Kenntniss des Beckens der Amphibien und Reptilien. Niederl. Arch. f. Zool., Bd. III.
T. H. Huxley, The characters of the pelvis in Mammalia etc. Proceed. Ray Soc. Vol. XXVIII.

Alice Johnson, On the Development of the pelvic Girdle and Skeleton of the Hind Limb in the Chick. Stud. from the morphol. Laboratory in the University of Cambridge. Vol. II part I. 1884.

W. Leche, Zur Anatomie der Beckenregion bei Insectivora etc. Vergl. die allg. Uebersicht über die Säugethier-Litteratur.

— —, Das Vorkommen und die morphol. Bedeutung des Pfannenknochens (Os acetabuli). Internationale Monatsschrift für Anatomie und Histologie. Bd. I. 1884.

O. C. Marsh, Vergl. verschiedene Artikel über fossile Reptilien in Americ. Journ. of science and arts. Vol. XVI—XXIII. (Handeln z. Th. auch über den Schultergürtel.)

— —, Dinocerata, a Monograph of an extinct Order of gigantic mammals. Washington 1884.

A. Sabatier, Vergl. das Litterat.-Verz. über den Schultergürtel.

R. Wiedersheim, Ueber das Becken der Fische. Morph. Jahrb. Bd. VII. 1881.

6) Gliedmaassenskelet.

P. Albrecht, Beitrag zur Torsionstheorie des Humerus und zur morph. Stellung der Patella in der Reihe der Wirbelthiere. Inaug.-Diss. Kiel 1875.

— —, Das Os intermedium tarsi der Säugethiere. Zool. Anz. VI. Jahrg. Nr. 145. 1883.

— —, 1) Os trigone du pied chez l'homme, 2) Épihallux chez l'homme, 3) Epiphyses entre l'occipital et le sphénoide chez l'homme. Bulletin de la Société d'anthropologie de Bruxelles. Tome III, 3e fascicule. 1885.

F. M. Balfour, On the development of the skeleton of the paired fins of Elasmobranchs etc. Proceed. of the zool. Soc. of London. 7. Juni 1881.

K. Bardeleben, Das Os intermedium tarsi der Säugethiere. Zool. Anz. VI. Jahrg, 1883 Nr. 139.

— —, Beitr. z. Morphologie des Hand- und Fussskeletes. Sitz.-Ber. d. Jen. Gesellsch. f. Medic. u. Naturw. 1885.

— —, Ueber neue Bestandtheile der Hand- und Fusswurzel der Säugethiere, sowie das Vorkommen von Rudimenten „überzähliger" Finger und Zehen beim Menschen. Jena'sche Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. XIX N. F. XII Suppl. Heft III. 1886.

G. Baur, Der Tarsus der Vögel und Dinosaurier. Morph. Jahrb. Bd. VIII. 1883.

— —, Ueber das Archipterygium und die Entwicklung des Cheiropterygium. Zoolog. Anz. Nr. 209, VIII. Jahrg. 1885.

— —, Zur Morphologie des Carpus und Tarsus der Reptilien. Ebendaselbst Nr. 208. VIII. Jahrg. 1885.

— —, Bemerkungen über den Astragalus und das Intermedium tarsi der Säugethiere. Morphol. Jahrbuch Bd. XI 1885. Enthält eine ausführl. Zusammenstellung der neueren Litteratur über den Carpus und Tarsus.

— —, Zur Morphologie des Carpus und Tarsus der Wirbelthiere. Zool. Anz. VIII. Jahrg. 1885.

— —, Der älteste Tarsus (Archegosaurus). Ebendaselbst. IX. Jahrg. 1886.

— —, Die zwei Centralia im Carpus von Sphenodon (Hatteria) und die Wirbel von Sphenodon und Gecko verticillatus Laur. (G. verus Gray). Zool. Anz. IX. Jahrg. 1886.

F. M. Balfour, Handbuch der vergl. Embryologie. Uebers. von Vetter. Jena 1881.

— —, A Monograph on the development of Elasmobranch fishes. London 1878.

G. Born, Die sechste Zehe der Anuren. Morph. Jahrb. Bd. I, 1876.

— —, Eine frei hervorragende Anlage der vorderen Extremität bei Embryonen von Anguis fragilis. Zool. Anz. 1883, Nr. 150.

— —, Ueber das Skelet des Fersenhöckers von Rana fusca etc. Sitz. d. Schles. Gesellsch. f. vaterländ. Kultur vom 2. Juli 1879.

— —, Zum Carpus und Tarsus der Saurier. Morphol. Jahrb. Bd. II, 1876.

— —, Nachträge zu Carpus und Tarsus. Morphol. Jahrb. Bd. VI, 1880. Enth. Mitth. über Anuren und Saurier.

A. Bunge, Ueber die Nachweisbarkeit eines biserialen Archipterygiums bei Selachiern und Dipnoërn. Jenaische Zeitschr., Bd. VIII.

M. von Davidoff, Beitr. z. vergl. Anatomie der hinteren Gliedmasse der Fische. Morph. Jahrb., Bd. V, VI, IX.

A. Dohrn, Vergl. die beim Schultergürtel aufgeführte Arbeit dieses Autors.

C. Gegenbaur, Ueber das Skelet der Gliedmassen der Wirbelthiere im Allgemeinen und der Hintergliedmassen der Selachier insbesondere, Jenaische Zeitschr., Bd. V.

— —, Ueber die Modificationen des Skelets der Hintergliedmassen bei den Männchen der Selachier und der Chimären. Ebendaselbst.

— —, Ueber die Drehung des Humerus. Jenaische Zeitschr. Bd. IV.

— —, Untersuch. zur vergl. Anatomie der Wirbelthiere. Leipzig 1864—65. I. Heft: Carpus und Tarsus. II. Heft: Brustflosse der Fische.

— —, Ueber das Archipterygium. Jenaische Zeitschr., Bd. VII.

— —, Zur Morphologie der Gliedmassen der Wirbelthiere. Morphol. Jahrb., Bd. II.

— —, Kritische Bemerkungen über Polydactylie als Atavismus. Morphol. Jahrb., Bd. VI, 1880.

— —, Ueber das Gliedmassenskelet der Enaliosaurier. Jenaische Zeitschr., Bd. V., Heft 3.

P. Gervais, Théorie du squelette humain fondée sur la comparaison ostéologique de l'homme et des animaux vertébrés. Paris, Montpellier 1856.

A. Götte, Ueber Entwicklung und Regeneration des Gliedmassenskelets der Molche. Leipzig 1879.

W. Henke & C. Reyher, Studien über die Entwicklung der Extremitäten des Menschen etc. Sitzungsber. der K. Acad. d. Wiss. III. Abthlg. Juliheft 1878.

C. K. Hoffmann, Beitr. z. vergl. Anat. der Wirbelthiere. Niederl. Arch. für Zool. Bd. IV.

Humphry, Observat. on the limbs of vertebrate animals; the plan of their construction; their homology and the comparison of the fore and hind limbs. 1860.

T. H. Huxley, On Ceratodus Forst. etc. Proceed. Zool. Soc. 1876.

G. Kehrer, Beitr. zur Kenntniss des Carpus und Tarsus der Amphibien, Reptilien und Säuger. Berichte der naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. B. Bd. I. 1886.

H. Leboucq, Le développement du prémier métatarsien et de son articulation tarsienne chez l'homme. Extr. d'annal. de la société de Médecine de Gand, 1882.

— —, Resumé d'un mémoire sur la morphologie du carpe chez les mammifères. Bull. de l'Académie r. de médecine de Belgique: 3. sér. t. XVIII. No. 1.

H. Leboucq, Rech. sur la morphologie du carpe chez les mammifères. Arch. de Biolog. Tome V. 1884.
— —, Sur la morphologie du carpe et du tarse. Anatom. Anzeiger I. Jahrg. Nr. 1. Jena 1886.
— —, De l'os central du carpe chez les mammifères. Acad. Roy. Belgique, 3. sér. tom. IV. 1882.
F. Leydig, Ueber den Bau der Zehen bei Batrachiern und die Bedeutung des Fersenhöckers. Morphol. Jahrb. Bd. II. 1876.
O. C. Marsh, Versch. Abhdlg. über fossile Saurier in americ. Journ. of science and arts, Vol. XVI—XXIII. Von besonderem Interesse sind folgende Artikel:
1) The limbs of Sauranodon (Vol. XIX).
2) The wings of Pterodactyles (Vol. XXIII).
3) Polydactyle horses, recent and extinct (Vol. XVII).
Vergl. auch die bei dem Litteraturverzeichnisse über die Wirbelsäule aufgeführte Schrift von K. Zittel, Ueber die Flugsaurier aus dem lithogr. Schiefer Bayerns. Palaeontographica. Bd. XXIX.
— —, Odontornithes, a Monograph on the extinct toothed birds of North-America. Washington 1880.
Ch. Martins, Nouvelle comparaison des membres pelviens et thoraciques chez l'homme et chez les mammifères, déduite de la torsion de l'humérus. Extr. de mém. de. l'acad. d. Montpellier. T. III, VIII. 1857.
— —, Ost. comp. des articulations du coude et du genou. Mémoires de l'acad. de Montpellier. T. III. 1862.
P. Mayer, Die unpaaren Flossen der Selachier. Mittheil. aus d. Zool. Station zu Neapel VI. Bd. 1885.
G. Mivart, Notes on the fins of Elasmobranchs etc. Transact. of the St. Zool. Soc. of London. Vol. X. pt. 10. 1879.
Ueber die Herkunft der Extremitäten vergl. auch K. E. v. Baer, Ueber Entw.-Geschichte der Thiere. II. Th. Königsberg 1837.
J. Niemiec, Rech. morphol. sur les ventouses dans le règne animal. Dissert. Genf, 1885.
E. v. Rautenfeld, Morphol. Unters. über das Skelet der hinteren Gliedmassen von Ganoiden und Teleostiern. Inaug.-Diss. Dorpat 1882.
E. Rosenberg, Ueber die Entwicklung des Extremitätenskelets bei einigen durch Reduction ihrer Gliedmassen characterisirten Wirbelthieren. Zeitschrift f. wissensch. Zool. Bd. XXIII.
— —, Ueber die Entwicklung der Wirbelsäule und das Centrale Carpi des Menschen. Morph. Jahrb. Bd. I. 1876.
W. Roux, Beitr. zur Morphologie der functionellen Anpassung (Structur eines hochdifferenzirten bindegeweb. Organs (Schwanzflosse des Delphins). Arch. f. Anat. und Physiol. 1883.
H. Strasser, Zur Entwicklung der Extremitätenknorpel bei Salamandern und Tritonen. Morphol. Jahrb. Bd. V. 1879.
M. Stuckens, Note sur la ventouse abdominale du Liparis barbatus. Bull. de l'Acad. royale de Belgique. 3me série, t. VIII. Nr. 7. 1884.
J. K. Thacher, Median aud paired fins, a contribution to the history of vertebrate limbs. Transact. of the Connecticut Academy. III, 1877.
— —, Ventral fins of Ganoids ibid. vol. IV. 1878.
R. Wiedersheim, Zur Gegenbaur'schen Hypothese über die Entstehung des Extremitätengürtels. Vortrag, gehalten im medicin. Referat-Club zu Freiburg i/B. am 11. Novbr. 1879.

R. Wiedersheim, Das Skelet und Nervensystem von Lepidosiren annectens. Morphol. Studien. Heft I. Jena 1880. (Abgedruckt in: Jenaische Zeitschrift, Bd. XIV. (Neue Folge, Bd. VII, Heft II.)

— —, Salamandrina persp. und Geotriton fuscus. Versuch einer vergl. Anatomie der Salamandrinen. Genua 1875.

— —, Die ältesten Formen des Carpus und Tarsus der heutigen Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. II. 1876. Nachträgl. Bemerk. hierzu: Ebendaselbst Bd. III.

— —, *Labyrinthodon Rütimeyeri.* Abhdl. der schweizer. paläontol. Gesellschaft Vol. V. 1878.

— —, Ueber die Vermehrung des Os centrale im Carpus und Tarsus des Axolotl. Morphol. Jahrb. Bd. VI.

C. Myologie.

P. Albrecht, Beitrag zur Morphologie des M. omo-hyoideus und der ventralen, inneren Interbranchial-Muskulatur. Inaug.-Diss. Kiel 1876.

Th. Bischoff, Beitr. zur Anat. des Hylobates leuciscus. München 1870.

C. Bardeleben, Muskel und Fascie. Jenaische Zeitschrift. Bd. XV. N. F. VIII.

Chappuis, Die morphol. Stellung der kleinen, hintern Kopfmuskeln. Inaug.-Diss. Bern 1876.

G. Cuvier, Leçons d'anatomie comparée. Vol. I, II. Paris 1835.

A. Dugês, Rech. sur l'ostéologie et la myologie des batraciens à leurs différents âges. Paris 1834.

M. v. Davidoff, Beitr. z. vergl. Anat. der hinteren Gliedmasse der Fische. Morphol. Jahrb. Bd. V—VI. 1879 und 1880.

De Man, Verglijkende myologische en neurologische Studien over Amphibien en Vogels. Leiden 1873.

A. Ecker & R. Wiedersheim, Die Anatomie des Frosches. Braunschweig 1864—1882.

J. G. Fischer, Anat. Abhdlg. über die Perennibranchiaten und Derotremen. Hamburg 1864.

M. Fürbringer, Die Knochen und Muskeln der Extremitäten bei den schlangenähnlichen Sauriern. Leipzig 1870.

— —, Zur vergl. Anat. der Schultermuskeln. 1. und 2. Theil in: Jenaische Zeitschr. Bd. VII und VIII, 3. Theil in: Morphol. Jahrb. Bd. I. 1876.

P. Fürbringer, Unters. z. vergl. Anat. der Muskulatur des Kopfskelets der Cyclostomen. Jenaische Zeitschr. Bd. IX. N. F. II.

— —, Ueber Deutung und Nomenklatur der Muskulatur des Vogelflügels. Morph. Jahrb. Bd. XI. 1885.

H. Gadow, Unters. über die Bauchmuskeln der Krokodile, Eidechsen und Schildkröten. Morphol. Jahrb. Bd. VII. 1881.

— —, Zur vergl. Anat. der Muskeln des Beckens und der hinteren Gliedmassen der Ratiten. Jena 1880.

— —, Beitr. zur Myologie der hinteren Extremität der Reptilien. Morphol. Jahrb. Bd. VII. 1881.

— —, Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreiches. Abtheilung: Vögel.

C. Gegenbaur, Ueber den M. omo-hyoideus und seine Schlüsselbeinverbindung. Morphol. Jahrb. Bd. I. 1876.

v. Gorski, Ueber das Becken der Saurier. Inaug.-Diss. Dorpat. 1852.

Grenacher, Muskulatur der Cyclostomen und Leptocardier. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVII.

A. Günther, Contrib. to the anat. of Hatteria (Rhynchocephalus Owen.) Philos. Trans. London 1847.

M. Hair, On the muscular fibres of the Alligator. Journ. of anat. and phys. Vol. II.

M. Haughton, On the muscular Anatomy of the Crocodile. Proceed. Roy. Irish. Acad. Dublin. Vol. IX. Dieselbe Abhdlg. figurirt auch in: Annals and Magazine of Nat. Hist. London III Ser. vol. XVI.

— —, On the muscular Anatomy of the Alligator. Annals and Magaz. of Nat. Hist. London IV. Ser. vol. I.

J. Henle, Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen. Braunschweig 1868.

C. K. Hoffmann, Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreiches. Abthl.: Amphibien und Reptilien.

T. H. Huxley, Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. Deutsch v. Ratzel. Breslau 1873.

Humphry, The muscles of the smooth Dog-Fish (Mustelus laevis). Journ. of Anat. and Physiol. Vol. VI.

— —, The muscles of Ceradotus. Ebendaselbst.

— —, The muscles and nerves of the Cryptobranchus japonicus. Ebendaselbst.

— —, The muscles of Lepidosiren annectens with the cranial nerves. Ebendaselbst.

— —, The muscles of the Glass-Snake (Pseudopus Pallasii). Ebendaselbst.

— —, On the disposition of muscles in vertebrate animals. Ebendaselbst.

— —, On the disposition and homologies of the extensor and flexor muscles of the leg and fore-arm. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. III.

P. Langerhans, Zur Anat. des Amphioxus lanc. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. 1876.

— —, Unters. über Petromyzon Planeri. Verhdlg. der naturf. Gesellsch. zu Freiburg i/B. 1875.

W. Leche, Zur Morphologie der Beckenregion der Insectivora. Vorl. Mitthl. Morphol. Jahrb. Bd. VI. 1880.

A. Macalister, On the homologies of the flexor muscles of the vertebrate limbs. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. II.

J. F. Meckel, System der vergl. Anat. Bd. III und IV. Halle 1821—1833.

St. G. Mivart, On the myology of Menopoma allegh., Menobranchus lat., Chamaeleon Parsonii. Proceed. Zool. Soc. London 1869 und 1870.

J. Müller, Vergl. Anatomie der Myxinoiden. Berlin 1834—1845.

R. Owen, Anatomy of vertebrates. Vol. I. London 1866.

G. Ruge, Entwickl.-Vorgänge an der Muskulatur des menschl. Fusses. Morphol. Jahrb. Bd. IV. Suppl.-H. 1878.

— —, Zur vergl. Anat. der tiefern Muskeln in der Fusssohle. Ebendaselbst.

— —, Untersuchungen über die Extensorengruppe am Unterschenkel und Fuss des Menschen und der Säugethiere. Ebendaselbst.

— —, Ueber die Gesichtsmuskulatur der Halbaffen. Morphol. Jahrb. Bd. XI. 1885.

N. Rüdinger, Die Muskeln der vordern Extremität der Vögel und Reptilien. Mit besonderer Rücksicht auf die analogen und homologen Muskeln bei Säugethieren und Menschen. Haarburg 1868.

A. Schneider, Beiträge zur vergl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Berlin 1879. (Enthält als Anhang „Grundzüge einer Myologie der Wirbelthiere“).

E. Selenka, Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreiches. Abthlg. Vögel.

Sioli, Vergl. Unters. über die Bauch- und Zwischenrippenmuskulatur der Wirbelthiere. Inaug.-Dissert. Halle 1875.

C. Smalian, Beitr. zur Anatomie der Amphisbaeniden. Zeitschr. f. wiss. Zool. XLII. Bd.

H. Stannius, Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. Berlin 1856.

L. Testut, Les anomalies musculaires chez l'homme expliquées par l'anatomie comparée leur importance en Anthropologie. Paris 1884.

B. Vetter, Untersuchungen zur vergl. Anatomie der Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische. Jenaische Zeitschrift. Bd. VIII und XII. N. F. I. Bd.

R. Wiedersheim, Salamandrina persp. und Geotriton fuscus etc. Genua 1875 (enthält eine ausführliche Schilderung des Schleudermechanismus der Zunge von Geotriton fuscus).

— —, Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.

(Vergl. auch die beim Nervensystem aufgeführten Arbeiten von Ch. Westling und A. Carlson.

D. Elektrische Organe.

Babuchin, Ueber die Bedeutung und Entwicklung der pseudoelektrischen Organe. Medic. Centr.-Blatt Nr. 35, pag. 545—548.

— —, Entwicklung der elektrischen Organe und Bedeutung der mot. Endplatten. Medic. Centr.-Blatt. 1870. Nr 16 und 17.

— —, Uebersicht der neueren Untersuchungen über Entwicklung, Bau und physiol. Verhältnisse der elektrischen und pseudo-elektrischen Organe. Arch. f. Anat. und Physiol. 1876.

— —, Beobachtungen und Versuche am Zitterwelse und Mormyrus des Niles. Arch. f. Anat. und Physiol. 1877.

F. Boll, Beiträge z. Physiologie von Torpedo. Arch. f. Anat. und Physiologie. 1873.

— —, 1) Die Structur der elektrischen Platten von Torpedo. 2) Die Structur der elektrischen Platten von Malopterurus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. X. 1874.

— —, Neue Untersuchungen zur Anat. und Physiol. von Torpedo. Monatsbericht der Berliner Akad. 1875.

— —, Neue Unters. über die elektrischen Platten von Torpedo. Arch. f. Anat. und Physiol. 1876.

G. V. Ciaccio, Intorno all' intima tessitura dell' organo elletrico della torpedine (Torpedo Narke). Acad. delle scienze dell' istituto di Bologna. 21. Maggio 1874. Deutsch in Moleschott's Untersuchungen Bd. XI, 4. S. 416—419.

E. Du Bois-Reymond, Gesammelte Abhandlungen zur allgemeinen Muskel- und Nervenphysik. Bd. II.

— —, Vorl. Bericht über die von Professor G. Fritsch in Aegypten angestellten neuen Untersuchungen an elektrischen Fischen. Monatsschrift d. Berl. Akad. Dec. 1881.

A. Ecker, Einige Beobachtungen über die Entwicklung der Nerven des elektrischen Organs von Torpedo Galvanii. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. I. 1848.

— —, Unters. zur Ichthyologie. Freiburg 1857.

G. Fritsch, Bericht über die Fortsetzung der Untersuchungen an elektrischen Fischen. Beitr. zur Embryol. von Torpedo. Sitzungsber. der Berl. Akad. 1883.

G. Fritsch, Zur Organisation des Gymnarchus niloticus. Sitzungsber. der Berl. Akad.

R. Hartmann, Bemerk. über die elektrischen Organe der Fische. Arch. f. Anat. und Physiol. 1861.

C. Sachs, Beobachtungen und Versuche am südamerikanischen Zitteraale (Gymnotus electricus.) In Briefen an den Herausgeber (Du Bois-Reymond) und mit Vorbemerkungen des letzter. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1877.

L. de Sanctis, Embryogénie des organs électriques de la torpille et des organs pseudo-électriques de la raie. Journ. de Zool. p. Gervais II. p. 336-342.

M. Schultze, Zur Kenntniss der elektr. Organe der Fische. Abhdlg. d. naturf. Gesellsch. zu Halle IV. und V. Bd. 1858 und 1859.

E. Nervensystem.

a) Centrales Nervensystem.

1) FISCHE.

F. Ahlborn, Zur Neurologie der Petromyzonten. Vorl. Mitthl. Gött. Nachr. Nr. 20, 1882.

— —, Untersuchungen über das Gehirn der Petromyzonten. Z. f. wiss. Zool. Bd. XXXIX 1883.

— —, Ueber die Bedeutung der Zirbeldrüse. Z. f. wiss. Zool. Bd. XL. 1884.

F. M. Balfour, The development of Elasmobranch Fishes. Journ. of Anat. and Phys. Vol. X. (Auch als Monographie ersch., London 1878.)

F. M. Balfour & W. N. Parker, On the structure and development of Lepidosteus. Philos. Transact. of the Roy. Soc., London 1882. pt. II.

W. Busch, De Selachiorum et Ganoideorum encephalo. Berlin 1848.

E. Calberla, Zur Entwicklung des Medullarrohrs und der Chorda dorsalis der Teleostier und Petromyzonten. Morphol. Jahrb. Bd. III. 1877.

C. G. Carus, Versuch einer Darstellung des Nervensystems und besonders des Gehirns. Leipzig 1814.

J. Cattie, Ueber die Epiphyse der Fische. Arch. de Biologie. Vol. III. 1882.

A. Dohrn, Stud. zur Urgesch. des Wirbelthierkörpers. Mittheil. aus der Zoolog. Station zu Neapel. III. Bd. 1881, Heft 2 und IV. Bd. 1882, Heft 1. Ferner Bd. VI. Heft 3. 1884. Letzterer Aufsatz handelt zum grossen Theile über Hirnnerven im Anschluss an die von Dohrn vertretene Auffassung der Phylogenie des Schädels.

Cuvier & Valenciennes, Hist. nat. des poissons. T. I. Paris 1828.

A. Ecker, Anat. Beschreib. des Gehirns vom karpfenartigen Nilhecht. 1854.

E. Ehlers, Die Epiphyse am Gehirn der Plagiostomen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXX.

G. Fritsch, Unters. über den feineren Bau des Fischgehirns. Berlin 1878.

— —, Ueber einige bemerkenswerthe Elemente des Centralnervensystems von Lophius piscatorius. Arch. f. mik. Anat. Bd. XXVII. 1886.

A. Götte, Beitr. z. Entw.-Geschichte der Wirbelthiere. III. Ueber die Entwicklung des Centralnervensystems der Teleostier. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIII, 1877.

— —, Ueber die Entstehung und die Homologieen d. Hirnanhangs. Zool. Anz. VI. Jahrg. 1883. Nr. 142.

M. Gottsche, Vergl. Anatomie des Gehirns der Grätenfische. Arch. f. Anat. und Physiol. 1835.

C. K. Hoffmann, Zur Ontogenie der Knochenfische. Verhdl. der K. Akad. d. Wissensch. zu Amsterdam. Bd. XXIII. 1882, und Arch. für mikr. Anat. Bd. XXIII, 1883.

C. Kupffer, Beobachtungen über die Entwicklung der Knochenfische. Arch. f. mikr. Anat., Bd. IV, 1868.

P. Mayser, Vergl. anat. Studien über das Gehirn der Knochenfische. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVI. 1881.

v. Miklucho-Maclai, Beitr. z. vergl. Neurologie der Wirbelthiere. Das Gehirn der Selachier. Leipzig 1870.

J. Müller, Vergl. Anatomie der Myxinoiden. Berlin 1840.

J. Müller & J. Henle, Syst. Beschreibung der Plagiostomen. Berlin 1841.

W. Müller, Ueber Entwicklung und Bau der Hypophysis und des Processus infundibuli cerebri. Jenaische Zeitschr., Bd. VI, 1871.

J. Oellacher, Beitr. zur Entwicklung der Knochenfische nach Beobachtungen am Bachforelleneie. Zeitsch. f. wiss. Zool., Bd. XXIII.

H. Rabl-Rückhard, Die gegenseitigen Verhältnisse der Chorda, Hypophysis etc. bei Haifischembryonen, nebst Bemerkungen über die Deutung der einzelnen Theile des Fischgehirns. Morph. Jahrb. Bd. VI, 1880.

— —, Zur Deutung und Entwicklung des Gehirns der Knochenfische. Arch. f. Anat. u. Phys. 1882.

— —, Entwicklung des Knochenfischgehirns (Entw. der Zirbel.) Sitzg. v. 18. April 1882 der Ges. naturf. Freunde in Berlin.

— —, Weiteres zur Deutung des Gehirns der Knochenfische. Biol. Centralbl. III. Bd. 1883. Nr. 1.

— —, Das Grosshirn der Knochenfische und seine Anhangsgebilde. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1883.

— —, Das Gehirn der Knochenfische. Vortrag, gehalten in der Gesellschaft für Heilkunde zu Berlin am 20. Juni 1884. Später publ. in der deutsch. medic. Wochenschrift Nr. 33 ff. 1884. Berlin.

H. Rathke, Ueber die Entstehung der Glandula pituitaria. Arch. für Anat. und Physiol. 1838.

M. Reichenheim, Beitr. zur Kenntniss des elektrischen Centralorganes von Torpedo. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1873.

E. Reissner, Beitr. zur Kenntniss vom Bau des Rückenmarkes von Petromyzon fluviatilis. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1860.

M. Sagemehl, Beitr. zur vergl. Anatomie der Fische (Hirnhäute der Knochenfische) Morphol. Jahrb. Bd. IX, 1883.

W. B. Scott, Beitr. z. Entw.-Gesch. der Petromyzonten. Morphol. Jahrbücher, Bd. VII, 1881.

Serres, Anatomie comparée du cerveau dans les quatres classes des animaux vertébrés. T. I u. II. Paris 1824—1826.

H. Stannius, Ueber den Bau des Gehirns des Störs. Arch. f. Anat. und Physiol. 1835.

— —, Zootomie der Fische. Berlin 1846.

L. Stieda, a) Studien über das centrale Nervensystem der Knochenfische. Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. XVIII.

b) Ueber die Deutung der einzelnen Theile des Fischgehirns. Ebendas. Bd. XXIII.

c) Ueber den Bau des Rückenmarkes der Rochen und Haie. Ebendas. Bd. XXIII.

J. W. v. Wyhe, Ueber den vorderen Neuroporus und die phylogenetische Function des Canalis neurentericus der Wirbelthiere. Zoolog. Anz. VII Nr. 183. 1884.

E. Ziegler, Die embryonale Entwicklung von Salmo salar. Inaug.-Dissert. Freiburg i/B. 1882.

2) DIPNOËR.

H. Beauregard, Encéphale et nerfs craniens du Ceratodus Forsteri. Robin et Pouchet, Journ. de l'anat. et de la physiol. Paris 1881.
A. Dohrn, Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. Mitth. der Zool. Station zu Neapel, Bd. III.
G. Fulliquet, Recherches sur les cerveau du Protopterus annectens. Dissertation, Genève 1886.
R. Wiedersheim, Das Skelet und Nervensystem von Lepidosiren annectens. Morph. Studien, Heft I, Jena 1880.

3) AMPHIBIEN.

A. Ecker, Icones physiologicae. Leipzig 1851—1859.
A. Ecker & R. Wiedersheim, Die Anatomie des Frosches. Braunschweig 1864—1882.
J. G. Fischer, Amphibiorum nudorum neurologiae specimen primum. Berlin 1843. (Müll. Arch. 1844.)
A. Götte, Entw.-Geschichte der Unke. Leipzig 1875.
C. K. Hoffmann, Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreichs. Abtheil. Amphibien.
C. Kupffer, Ueber primäre Metamerie des Neural-Rohres der Vertebraten. K. bayer. Acad. d. Wissensch. Sitz.-Ber. vom 5. Dec. 1885.
H. Osborn, Preliminary notes upon the brain of Menopoma. Proceed. of the Acad. of nat. scienc. of Philadelphia. October 1884.
— —, Observations upon the presence of the corpus callosum in the brains of Amphibians and Reptiles. Zool. Anz. IX. Jahrg. 1886.
L. Stieda, Ueber den Bau des centralen Nervensystems der Amphibien und Reptilien. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXV.
R. Wiedersheim, Zur Anat. des Amblystoma Weismanni. Zeitschr. für wiss. Zool., Bd. XXXII.

4) REPTILIEN.

Bojanus, Anatome testudinis europaeae. Vilnae 1819—21.
M. Braun, Die Entwicklung des Wellenpapageies etc. Würzburg 1881.
— —, Aus der Entwicklung des Wellenpapageies. Verhdlg. der Phys.-medic. Ges. zu Würzburg, Bd. XV, IV.
— —, Entw.-Vorgänge am Schwanzende bei einigen Säugethieren etc. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1882.
J. G. Carus, Darstellung des Nervensystems und Gehirns. Leipzig 1818.
H. de Graaf, Bydrage tot de Kennis van den Bouw en de Ontwikkeling der Epiphyse by Amphibiën en Reptiliën. (Proefschrift) Leiden 1886.
— —, Zur Anatomie u. Entwicklung der Epiphyse bei Amphibien und Reptilien. Zoolog. Anz., IX. Jahrg. 1886.
C. H. Hoffmann, Weitere Untersuchungen zur Entw.-Gesch. der Reptilien. Morphol. Jahrb., Bd. XI, 1885.
F. Leydig, Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.
R. Owen, On the Anat. of Vertebrates. Vol. I. Fishes and Reptiles. London 1866. (Enthält neben vielen anderen werthvollen Notizen über das Gehirn der Vertebraten im allgem. eine genaue Beschreibung des Schildkrötengehirns.)
H. Rabl-Rückhard, Das Centralnervensystem des Alligators. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXX.

H. Rabl-Rückhard, Ueber das Vorkommen eines Fornixrudimentes bei Reptilien (Psammosaurus terrestris). Vorl. Mitth. Zool. Anz. Nr. 84, 1881.

W. Baldwin Spencer, The parietal Eye of Hatteria „Nature“ Nr. 863. Vol. 34. London 1886. (Konnte im Text nicht mehr berücksichtigt werden).

J. Steiner, Ueber das Centralnervensystem der grünen Eidechse, nebst weiteren Untersuchungen über das des Haifisches. Sitz.-Ber. d. K. Preuss. Acad. d. Wissensch. zu Berlin. Bd. XXXII, 1886.

H. Strahl, Ueber die Entwicklung des Canalis myeloentericus etc. Arch. für Anat. und Physiol. 1881. Vgl. auch das Litt.-Verz. des Uregenitalsystems pag. 895.

H. Stannius, Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. II. Th.

L. Stieda, Ueber den Bau des centralen Nervensystems der Amphibien u. Reptilien. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXV.

R. Wiedersheim, Ueber das Parietalauge der Reptilien. Anat. Anz., Jena 1886. (Konnte im Text nicht mehr berücksichtigt werden.)

5) VÖGEL.

L. Stieda, Studien über das centrale Nervensystem der Vögel u. Säugethiere. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XIX.

Im Uebrigen vergl. die verschiedenen mit der Entw.-Geschichte der Vögel sich befassenden Lehr- u. Handbücher von Kölliker, Foster und Balfour etc.

6) SÄUGETHIERE.

Th. Bischoff, Die Grosshirnwindungen des Menschen. München 1868. Vgl. auch dessen Schriften über das Schimpansen-, Orang-Outan- und Gorillagehirn in den Sitz.-Ber. der Münchner Acad. vom Jahre 1871, 1876 und 1877.

P. Broca, Etude sur le cerveau du Gorille. Revue d'anthropologie, 1878.

— —, Anatomie comparée des circonvolutions cérébrales. Ebendas. 1878.

E. Dursy, Zur Entw.-Geschichte des Kopfes des Menschen und der höheren Wirbelthiere. Tübingen 1869. Mit Atlas.

A. Ecker, Zur Entw.-Gesch. der Furchen und Windungen der Grosshirnhemisphären im Foetus des Menschen. Arch. f. Anthrop., Bd. III.

— —, Die Hirnwindungen des Menschen. Braunschw. 1869. II. Aufl. 1885.

v. Familiant, Beiträge zur Vergleichung der Hirnfurchen bei den Carnivoren und den Primaten etc. Inaug.-Dissert. Bern 1885.

M. Flesch, Ueber die Hypophyse einiger Säugethiere. Tageblatt der 58. Versammlung deutscher Naturforscher u. Aerzte in Strassburg. 1885. (Siehe auch über dasselbe Thema das Tageblatt der 57. Versammlung zu Magdeburg.)

P. Flechsig, Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark des Menschen. Auf Grund entw.-geschichtl. Unters. Leipzig 1876.

S. Ganser, Vergl. anat. Studien über das Gehirn des Maulwurfs. Morph. Jahrb., Bd. VII, 1882.

H. Gierke, Die Stützsubstanz des Centralnervensystems. Arch. f. mikroskopische Anat. Bd. XXV, 1885 u. Bd. XXVI, 1886.

J. Henle, Handbuch der Nervenlehre des Menschen. 2. Aufl. Braunschweig 1879.

J. Krueg, Ueber die Furchung der Grosshirnrinde der Ungulaten. Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. XXXI, 1879.

— —, Ueber die Furchen auf der Grosshirnrinde der zonoplacentalen Säugethiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIII, 1881.

Leuret & Gratiolet, Anatomie comparée du système nerveux. Paris 1839—1857.

J. Luys, Recherches sur le système nerveux cérébrospinal. Paris 1865. Mit Atlas von 40 Tafeln.

— —, Iconographie photographique des centres nerveux. Paris 1872.

V. v. Mihalcovics, Entw.-Geschichte des Gehirns. Nach Untersuch. an höheren Wirbelthieren und dem Menschen. Leipzig 1877.

R. Owen, Anatomy of vertebrates. Vol. I, London 1868.

A. Pansch, De sulcis et gyris in cerebris simiarum et hominum. Kieler Habil.-Schrift. Eutin 1867.

— —, Ueber die typische Anordnung der Furchen und Windungen auf den Grosshirnhemisphären der Menschen und der Affen. Archiv für Anthropol. Bd. III.

— —, Ueber gleichwerthige Regionen am Grosshirn der Carnivoren und der Primaten. Medic. Centralbl. 1875, No. 38.

— —, Beitr. zur Morphologie des Grosshirns der Säugethiere. Morph. Jahrb., Bd. V, 1879. (Canina, Felina, Ursina, Mustelina.)

C. B. Reichert, Der Bau des menschlichen Gehirns. Leipzig 1859 u. 1861.

G. Schwalbe, Lehrbuch der Neurologie. Zugleich als zweite Abtheilung des zweiten Bandes von Hoffmann's Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Erlangen 1880.

— —, Der Arachnoidalraum, ein Lymphraum und sein Zusammenhang mit dem Perichorioidalraum. Medic. Centralbl. 1869. No. 30.

Fr. Tiedemann, Anatomie und Bildungsgeschichte des Gehirns im Foetus des Menschen. Nürnberg 1816.

Vergl. auch die Lehr- und Handbücher über Entw.-Geschichte im Allgemeinen von Kölliker, His, Foster & Balfour, Häckel, Rathke etc.

b) Peripheres Nervensystem.

F. M. Balfour, A Monograph on the development of Elasmobranch Fishes. London 1878.

J. Beard, The system of branchial Sense Organs and their associated Ganglia in Ichthyopsida, a contribution to the ancestral history of Vertebrates. Quart. Journ. of Microscop. Science 1885.

E. Béraneck, Rech. sur le développement des nerfs craniaux chez les Lézards. Recueil. zoolog. suisse. T. I.

A. Carlsson, Beitr. z. Kennt. d. Anatomie d. Schwimmvögel. Abh. d. K. Schwed. Vet. Acad. Bd. III.

M. v. Davidoff (vergl. die beim Extremitätenskelet und bei der Myologie aufgeführten Arbeiten dieses Autors).

A. Dohrn, Vergl. die Litteratur des Centralnervensystems.

A. Ecker, Icones physiologicae. Leipzig 1851—59.

A. Ecker & R. Wiedersheim, Die Anatomie des Frosches. Braunschweig 1864—82.

J. G. Fischer, Die Gehirnnerven der Saurier. Hamburg 1852.

— —, Amphibiorum nudorum neurologiae specimen primum. Berlin 1843. (Müll. Arch. 1844.)

— —, Anatomische Abhandlungen über die Perennibranchiaten und Derotremen. Hamburg 1854.

S. Freud, Ueber Spinalganglien und Rückenmark des Petromyzon. Wiener Sitz.-Ber., Bd. 78, III. Abthl., Juliheft 1878.

A. Froriep, Ueber ein Ganglion des Hypoglossus und Wirbelanlagen in der Occipitalregion. Arch. f. Anat. und Phys. 1882.

A. Froriep, Ueber Anlagen von Sinnesorganen am Facialis, Glossopharyngeus und Vagus, über die genetische Stellung des Vagus zum Hypoglossus und über die Herkunft der Zungenmusculatur. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1885, anatom. Abtheilung.

M. Fürbringer, (Vergl. die bei der Myologie aufgeführten Schriften dieses Autors).

— —, Zur Lehre von den Umbildungen des Nervenplexus. Morphol. Jahrb. Bd. V. 1879.

H. Gadow (vergl. die bei der Myologie aufgeführten Schriften dieses Autors).

W. H. Gaskell, The structure, distribution und function of the nerves which innervate the visceral and vascular system. Journ. of Physiology. vol. VII. 1886.

C. Gegenbaur, Ueber die Kopfnerven von Hexanchus etc. Jenaische Zeitschr. Bd. VI.

— —, Unters. z. vergl. Anatomie der Wirbelthiere. III. Heft. Das Kopfskelet der Selachier. Leipzig 1872.

A. Götte, Entw.-Geschichte der Unke. Leipzig 1875.

H. v. Jhering, Das periphere Nervensystem der Wirbelthiere etc. Leipzig 1878.

M. Iversen, Bemerkungen über die dorsalen Wurzeln des Nervus hypoglossus. Ber. d. naturforsch. Gesellsch. zu Freiburg i. B. Bd. II, Heft 1. 1886.

A. Key & G. Retzius, Studien in der Anatomie des Nervensystems und des Bindegewebes. I, II, 1. Stockholm 1875 und 1876.

W. Krause, Ueber die Doppelnatur des Ganglion ciliare. Morphol. Jahrb. Bd. VII. 1881.

M. v. Lenhossek, Unters. über die Spinalganglien des Frosches. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVI. 1886.

A. Milnes-Marshall, On the early stages of the development of the nerves in Birds. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XI.

— —, The development of the cranial nerves in the Chick. Quart. Journ. of Micr. Science. Vol. XVIII.

— —, The morphology of the vertebrate olfactory organ. Ebendaselbst. Vol. XIX.

— —, On the head-cavities and associated nerves in Elasmobranchs. Ebendaselbst. Vol. XXI.

— —, The segmental value of the cranial nerves. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XVI.

A. Milnes-Marshall and B. Spencer, Observ. on the cranial Nerves of Scyllium. Quart. Journ. of Micr. Science. Vol. XXI.

J. Müller, Vergl. Anatomie der Myxinoiden. Berlin 1834.

— —, Ueber Bau und Grenzen der Ganoiden. Abhdlg. der Berliner Akademie. 1834.

A. Onodi, Ueber die Entwicklung des sympath. Nervensystems. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XXVI. 1885—86.

Ph. Owsiannikow, Ueber das sympathische Nervensystem der Flussneunaugen etc. Bull. de l'Académie impériale des Sciences de St. Petersbourg. T. XI. 1883.

W. B. Ransom and D'Arcy, W. Thompson, On the Spinal and Visceral Nerves of Cyclostomata. Zool. Anz. IX. Jahrg. 1886. (Konnte im Text nicht mehr berücksichtigt werden.)

J. V. Rohon, Ueber den Ursprung des Nervus acusticus bei Petromyzonten. Sitz.-Ber. d. Kaiserl. Acad. d. Wissensch. LXXXV. Bd. 4. u. 5. Heft. Wien 1882.
M. Sagemehl, Unters. über die Entwicklung der Spinalnerven. Inaug.-Diss. Dopat 1882.
H. Schneider, Ueber die Augenmuskelnerven der Ganoiden. Jenaische Zeitschr. Bd. XV.
G. Schwalbe, Das Ganglion oculomotorii. Jenaische Zeitschr. Bd. XIII.
B. Solger, Zur Anatomie der Faulthiere. Morphol. Jahrb. Bd. I. 1876.
H. Stannius, Das periphere Nervensystem der Fische. Rostock 1849.
— —, Handbuch der Zootomie. I. Fische. 1854.
A. de Watteville, A Description of the cerebral and spinal nerves of Rana esculenta. Journ. of Anat. and Phys. Vol. IX.
Ch. Westling, Beitr. z. Kennt. des periph. Nervensystems. Abh. d. K. Schwed. Vet. Acad. Bd. IX, No. 8, (behandelt Pithecus satyrus und Ornithorhynchus parad.)
R. Wiedersheim, Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.
— —, Das Gehirn von Ammocoetes und Petromyzon Plan. mit bes. Berücksichtigung der spinalartigen Hirnnerven. Morphol. Stud. I.
J. W. van Wyhe, Ueber das Visceralskelet und die Nerven des Kopfes der Ganoiden und von Ceratodus. Niederl. Arch. f. Zool. Bd. V, 3.
— —, Ueber die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Verhdl. der K. Acad. der W. zu Amsterdam 1882.

Nebennieren.

M. Braun, Ueber Bau und Entwicklung der Nebennieren bei Reptilien. Arbeiten d. zool. Inst. zu Würzburg. Bd. V.
A. Dostoiewsky, Ein Beitrag zur mikroskop. Anatomie der Nebennieren bei Säugethieren. Arch. f. mik. Anat. Bd. XXVII. 1886.
M. Gottschau, Ueber Nebennieren der Säugethiere, speciell über die des Menschen. Sitz.-Ber. d. Würzb. Phys.-med. Gesellsch. 1882.
— —, Ueber die Nebennieren der Säugethiere. Biol. Centralbl. III. Bd. 1883. No. 18.
— —, Structur und embryonale Entwicklung der Nebennieren bei Säugethieren. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1883.
Janosik, Bemerkungen über die Entwicklung der Nebenniere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXII. 1883.
v. Mihalcovics, Entwickl. des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten. III. Abtheilung. (Die Geschlechtsdrüsen). Internat. Monatsschrift für Anat. und Histologie. Bd. II. 1885.
Mitsukuri, On the development of the Suprarenal Bodies in Mammalia. Journ. of Microsc. Science. London. New Series Nr. 85.
Räuber, Zur feineren Structur der Nebennieren. Inaug.-Diss. Berlin 1881.
W. Weldon, On the Head Kidney of Bdellostoma with a suggestion as to the origin of the Suprarenal Bodies. Stud. from the Morphol. Laboratory in the Univ. of Cambridge. Vol. II. Part I. 1884.
— —, On the suprarenal Bodies of Vertebrata. Quart. Journ. of Microsc. Science for January 1885.

F. Sinnesorgane.

Hautsinn und Geschmacksinn.

H. Ayers, On the structure and development of the nasal rays in Condylura cristata. Biol. Centralblatt. Bd. IV. 1885.

J. Beard, On the Segmental Sense organs of the lateral line, and the Morphology of the Vertebrate Auditory Organ. Zool. Anz. VII. Jahrg. Nr. 161 u. 162. — 1884.

— —, On the cranial Ganglia and segmental sense organs of fishes. Zool. Anz. VIII. Jahrg. 1885.

— —, The System of branchial Sense Organs and their associated Ganglia in Ichthyopsida, a contribution to the ancestral history of Vertebrates. Quart. Journ. of Microscop. Science 1885.

J. Blaue, Untersuch. über d. Bau der Nasenschleimhaut bei Fischen und Amphibien, namentl. über Endknospen als Endapparate des Nerv. olfactorius. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1884.

F. Boll, Die Lorenzi'schen Ampullen der Selachier. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IV. 1868.

— —, Die Savi'schen Bläschen von Torpedo. Arch. f. Anat. und Phys. 1875.

J. Carrière, Kurze Mittheilungen zur Kenntniss der Herbst'schen und Grandry'schen Körperchen in dem Schnabel der Ente. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXI. 1882.

O. Cartier, Studien über den feineren Bau der Haut bei den Reptilien. Verhdl. der phys.-med. Gesellschaft zu Würzburg. N. F. Bd. III. 1872. 1. Vorläufige Mittheilung p. 235. 2. I. Epidermis der Geckotiden p. 282. N. F. Bd. V. 1873. 2. Abth.

A. Dostoiewsky, Ueber den Bau der Grandry'schen Körperchen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVI. 1886.

Eberth, Untersuchungen zur normalen und pathologischen Anatomie der Froschhaut. Leipzig 1869.

Th. Eimer, Die Schnauze des Maulwurfs als Tastwerkzeug. Arch. f. mikr. Anat. Bd. VII. 1871.

— —, Ueber die Nervenendigungen in der Haut der Kuhzitze. Arch. f. mikr. Anat. Bd. VIII. 1872.

H. Eisig, Die Seitenorgane und becherförmigen Organe der Capitelliden. Mittheilg. d. zool. Stat. z. Neapel. Bd. I.

C. Emery, Fierasfer. Studi intorno alla sistematica, l'anatomia e la biologia delle specie mediterranee di questo genere. Reale Accad. dei Lincei anno CCLXXVII (1879—80).

W. Engelmann, Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. Bd. II. 1872. Artikel: Geschmacksorgane.

Ludwig Ferdinand, Prinz von Bayern, Ueber Endorgane der sensiblen Nerven in der Zunge der Spechte. Sitz.-Ber. d. K. bayer. Acad. d. Wissensch. 1884. Heft 1.

G. Fritsch, Die äussere Haut und die Seitenorgane des Zitterwelses (Malopterurus electricus). Sitz.-Ber. d. K. Acad. d. Wissensch. zu Berlin. XXII. 1886.

— —, Ueber den Angelapparat von Lophius piscatorius. Ebendas. 1884.

A. Götte, Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.

M. Gottschau, Ueber Geschmacksorgane der Wirbelthiere. Biol. Centralblatt. Bd. II. 1882.

Grandry, Sur les corpuscules de Pacini. Journ. de l'anatomie et de la physiologie norm. et path. vol. VI. 1869.
Fr. Hesse, Ueber die Tastkugeln des Entenschnabels. Arch. f. Anat. u. Phys. 1882.
C. K. Hoffmann, Zur Ontogenie der Knochenfische. Arch. f. mikr. Anat. 1883. Bd. XXIII.
Jobert, Études d'anatomie comparée sur les organes du toucher chez divers mammifères, oiseaux, poissons et insectes. Annales des Sciences naturelles. Sér. V Tom. 16. 1872.
A. Key, Ueber die Endigungsweise der Geschmacksnerven in der Zunge des Frosches. Arch. f. Anat. und Physiol. 1861.
A. Key & G. Retzius, Studien in der Anatomie des Nervensystems. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IX. 1873.
A. Kölliker, Stiftchenzellen in der Epidermis von Froschlarven. Zool. Anzeiger. VIII. Jahrg. 1885.
— —, Histologische Studien an Batrachierlarven. Zeitschr. f. wiss. Zool. XLIII. Bd. 1886. (Letztgenannte Arbeit enthält auch werthvolle Mittheilungen über die Genese und den Bau der Nervenfaser).
A. Kollmann, Der Tastapparat der Hand der menschl. Rassen und der Affen in seiner Entwicklung und Gliederung. Hamburg u. Leipzig 1883.
W. Krause, Die Nervenendigungen innerhalb der terminalen Körperchen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIX. 1881.
P. Langerhans, Untersuchungen über Petromyzon Planeri. Ber. der naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. B. 1875.
— —, Zur Anatomie des Amphioxus lanceolatus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. 1875.
— —, Ueber die Haut der Larve von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IX. 1873.
— —, Ueber Tastkörperchen und Rete Malpighii. Ebendaselbst.
— —, Ueber die Nerven d. menschl. Haut. Arch. f. pathol. Anat. Bd. 44. 1868.
F. Leydig, Ueber die Schleimcanäle der Knochenfische. Müller's Archiv 1850. Vorläufige Notiz: Froriep's Tagesberichte, April 1850.
— —, Ueber die äussere Haut einiger Süsswasserfische. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. III. 1851.
— —, Zur Anatomie und Histologie der Chimaera monstrosa. Arch. f. Anat. und Physiol. 1851.
— —, Beiträge zur mikr. Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig 1852.
— —, Einige histologische Beobachtungen über den Schlammpeitzger (Cobitis fossilis). Arch. f. Anat. und Physiol. 1853.
— —, Anat.-histol. Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin 1853.
— —, Hist. von Polypterus bichir. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. V.
— —, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankfurt 1857.
— —, Ueber Organe eines sechsten Sinnes. Zugleich als Beitrag zur Kenntniss des feineren Baues der Haut bei Amphibien und Reptilien. Nova acta acad. Caes. Leopold. Carol. germ. nat. curios. Bd. 34. 1868.
— —, Ueber Tastkörperchen und Muskelstructur. Arch. f. Anat. und Physiol. 1856.
— —, Ueber die Molche der württemb. Fauna. Arch. f. Naturgesch. Bd. XXXIII. 1867.

F. Leydig, Ueber die allg. Bedeckungen der Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. 1876.

— —, Ueber die Schwanzflosse, Tastkörperchen und Endorgane der Nerven bei Batrachiern. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. 1876.

— —, Die Hautdecke und die Hautsinnesorgane der Urodelen. Morphol. Jahrb. Bd. II. 1876.

— —, Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.

— —, Zur Kenntniss der Sinnesorgane der Schlangen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. VIII. 1872.

— —, Ueber die äusseren Bedeckungen der Reptilien und Amphibien I. Die Haut einheimischer Ophidier. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IX. 1873.

— —, Ueber die Vater-Pacini'schen Körperchen der Taube. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. V. 1854.

— —, Ueber den Bau, insbesondere die Vater'schen Körperchen des Schnabels der Schnepfe. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IV. 1868.

— —, Studien über die äussere Bedeckung der Säugethiere. Arch. f. Anat. und Physiol. 1859.

M. Malbranc, Bemerkung betreffend die Sinnesorgane der Seitenlinie bei Amphibien. Centralbl. f. d. med. Wissensch. Nr. 1. 1875.

— —, Von der Seitenlinie und ihren Sinnesorganen bei Amphibien. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. XXVI.

Fr. Merkel, Ueber die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut. Göttinger Nachr. No. 5. 1875.

— —, Tastzellen und Tastkörperchen bei den Hausthieren und beim Menschen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI. 1875.

— —, Ueber die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbelthiere. Rostock, 1880. Enthält zugleich ein ausführl. Litteraturverz.

— —, Die Tastzellen der Ente. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XV. 1878.

H. Müller, Der nervöse Follikelapparat der Zitterrochen und die sogen. Schleimkanäle der Knorpelfische. Verhdlg. der Phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg. Bd. II. 1852.

W. Pfitzner, Nervenendigungen im Epithel. Morph. Jahrb. Bd. VII. 1881.

Rauber, Neue Fundstellen Vater-Pacini'scher Körperchen am Menschen und Säugethier. Zool. Anz. Bd. III. Nr. 72. 1880.

— —, Vater'sche Körperchen der Bänder und Periostnerven. Neustadt a. H. 1865.

— —, Untersuchungen über das Vorkommen und die Bedeutung der Vater'schen Körperchen. München 1867.

M. Schultze, Die kolbenförmigen Gebilde in der Haut von Petromyzon etc. Arch. f. Anat. und Physiol. 1861.

F. E. Schulze, Ueber die becherförmigen Organe der Fische. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XII. 1863.

— —, Epithel- und Drüsenzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. III. 1867.

— —, Ueber die Nervenendigung in den sog. Schleimcanälen der Fische und über entsprechende Organe der durch Kiemen athmenden Amphibien. Arch. f. Anat. und Physiol. 1861.

— —, Ueber die Sinnesorgane der Seitenlinie bei Fischen u. Amphibien. Arch. f. mikr. Anatom. Bd. VI. 1870.

— —, Die Geschmacksorgane der Froschlarven. Ebendaselbst.

G. Schwalbe, Ueber das Epithel der Papillae vallatae. Arch. f. mikr. Anat. Bd. III. 1867.

— —, Ueber die Geschmacksorgane der Säugethiere und des Menschen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IV. 1868.

G. Schwalbe, Zur Kenntniss der Papillae fungiformes der Säugethiere. Centralblatt. f. d. med. Wissenschaft. 1868.
— —, Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane. Zugleich des zweiten Bandes 3te Abth. von Hoffmann's Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Erlangen 1883. Enthält zugleich ein ausführl. Litteraturverzeichniss.
C. Semper, Das Urogenitalsystem der Selachier. Arbeiten aus dem zool.-zootom. Institut zu Würzburg. Bd. II.
B. Solger, Zur Kenntniss der Seitenorgane der Knochenfische. Centralblatt f. d. medic. Wissensch. 1877. Nr. 37 und 45.
— —, Neue Unters. zur Anatomie der Seitenorgane der Fische.
I. Die Seitenorgane von Chimaera.
II. „ „ der Selachier. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVII.
III. Die Seitenorgane der Knochenfische (berührt auch die Dipnoër und Ganoiden). Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVIII.
— —, Ueber den feineren Bau der Seitenorgane der Fische. Sitzungsbericht der naturf. Gesellsch. zu Halle. Sitzung vom 27. Novbr. 1880.

Riechorgan.

J. Beard, (Vergl. das Litteratur-Verzeichniss über die Hautsinnesorgane.)
J. Blaue, Untersuch. üb. d. Bau der Nasenschleimhaut bei Fischen und Amphibien, namentl. üb. Endknospen als Endapparate des Nerv. olfactorius. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1884.
G. Born, Ueber die Nasenhöhlen und den Thränennasengang der Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. II, 1876.
— —, Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der amnioten Wirbelthiere. Morphl. Jahrb. Bd. V, 1879 und Bd. VIII, 1882. Drei Abhandlungen.
Babuchin, Das Geruchsorgan. In Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. II. Bd. 1872.
J. Blaue, Ueber den Bau der Nasenschleimhaut bei Fischen und Amphibien. Zool. Anz. Nr. 127. 1882.
A. v. Brunn, Die Membrana limitans olfactoria. Medic. Centralbt. 1874. Nr. 45.
— —, Unters. über das Riechepithel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI, 1875.
— —, Weitere Unters. über das Riechepithel und sein Verhalten zum Nervus olfactorius. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVII, 1879.
A. Dogiel, Ueber die Drüsen der Regio olfactoria. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVI. 1885.
E. Dursy, Zur Entw.-Gesch. d. Kopfes. Tübingen 1869.
S. Exner, Untersuchungen über die Riechschleimhaut des Frosches. Sitzungsber. der Wiener Academie. Bd. 63. I. Abthl. Januar 1870.
— —, Weitere Studien in derselben Schrift. Bd. 65. III. Abtheil. Januar 1872 und Bd. 76. III. Abthl. October 1877.
R. Fleischer, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Jakobson'schen Organs und zur Anatomie der Nase. Sitzungsber. der physik. med. Societät zu Erlangen. 1877.
C. Gegenbaur, Ueber die Nasenmuscheln der Vögel. Jen. Zeitschr. Bd. VII. 1873.
— —, Ein Fall von mangelhafter Ausbildung der Nasenmuscheln. Morphol. Jahrb. Bd. V. 1879.
— —, Ueber das Rudiment einer septalen Nasendrüse beim Menschen. Morph. Jahrb. Bd. XI. 1885.

Gratiolet, Recherches sur l'organe de Jacobson. Paris 1845.
O. Grimm, Ueber das Geruchsorgan der Störe. Göttinger Nachrichten, 1872.
— —, Ueber die Nervenendigung im Geruchsorgan der Störe. Arb. der St. Petersburger Gesellsch. der Naturf. Bd. IV. 1873.
J. Henle, Handbuch der system. Anatomie. Bd. II. Eingeweidelehre. 2. Aufl. 1875.
C. K. Hoffmann, Zur Ontogenie der Knochenfische. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIII. 1883.
C. Kangro, Ueber Entwicklung und Bau der Steno'schen Nasendrüse der Säugethiere. Inaug.-Dissert. Dorpat 1884.
E. Klein, The glands of the nasal cavity of the guinea-pig. Quart. journ. of micr. scienc. Vol. XX. 1880.
— —, The organ of Jacobson in the rabbit. Ebendaselbst, 1881.
— —, Contributions to the minute anatomy of de nasal mucous membrane, Ebendaselbst, 1881.
— —, A further communication to the minute anatomy of the guinea-pig. Ebendaselbst.
A. Kölliker, Ueber die Jacobson'schen Organe des Menschen. Gratul.-Schrift der Würzburger med. Facultät f. Rinecker. 1877.
— —, Zur Entwicklung des Auges und Geruchsorganes menschl. Embryonen. Gratulat.-Schrift an die Universität Zürich. 1883.
H. Leboucq, Le canal naso-palatin chez l'homme. Arch. de biologie. Vol. II. 1881.
E. Legal, Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der amnioten Wirbelthiere. Morphol. Jahrb. Bd. VIII. 1882.
F. Leydig, Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.
A. M. Marshall, Morphology of the Vertebrate Olfactory Organ. Quart. Journ. of. micr. Science, vol. XIX. 1879.
H. Meyer, Lehrb. der Anatomie. 3. Aufl. 1873.
E. Paulsen, Ueber die Drüsen der Nasenschleimhaut, besonders der Bowman'schen Drüsen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVI. 1885.
S. Pereslawcewa, Ueber die Structur und die Form des Geruchsorgans bei den Fischen. Arb. d. St. Petersb. Gesellsch. der Naturf. Bd. IX.
G. Retzius, Das Riechepithel der Cyclostomen. Arch. f. Anat. und Physiol. 1880.
M. Schulze, Ueber die Endigungsweise der Geruchsnerven und die Epithelialgebilde der Nasenschleimhaut. Monatsber. der Berliner Academie, November 1856.
— —, Unters. über den Bau der Nasenschleimhaut, namentlich die Structur und Endigungsweise der Geruchsnerven bei dem Menschen und den Wirbelthieren. Abhdl. der naturf. Gesellsch. zu Halle, VII. 1862.
— —, Das Epithelium der Riechschleimhaut des Menschen. Medic. Centralblatt Nr. 25. 1864.
G. Schwalbe, Ueber die Nasenmuscheln der Säugethiere u. der Menschen. Sitzungsber. d. physic. öconom. Gesellsch. zu Königsberg. XXIII. 1882.
— —, Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane. Zugleich des 2ten Bandes dritte Abtheilung von Hoffmann's Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Erlangen 1883.
B. Solger, Beitr. z. Kenntniss der Nasenwandung, und besonders der Nasenmuscheln der Reptilien. Morph. Jahrb. Bd. I. 1876.
R. Wiedersheim, Das Kopfskelet der Urodelen. Morphol. Jahrb. Bd. III. 1877.

R. Wiedersheim, Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.
— —, Die Stammesentwicklung des Jacobson'schen Organs. Tageblatt der 54. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Salzburg. 1881.
R. Ramsay Wright, On the Organ of Jacobson in Ophidia. Zool. Anz. VI. Jahrgang. 1883. Nr. 144.
E. Zuckerkandl, Normale und pathologische Anatomie der Nasenhöhle. Wien 1882.

Sehorgan.

Ch. Aeby, Der Canalis Petiti und die Zonula Zinnii beim Menschen und bei Wirbelthieren. Gräfes Arch. f. Ophthalmologie. XXVIII. 1.
J. Arnold, Beiträge zur Entw.-Geschichte des Auges. Heidelberg 1874.
Babuchin, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Auges.
E. Berger, Beiträge zur Anatomie des Sehorganes der Fische. Morphol. Jahrb. Bd. VIII. 1882.
F. Boll, Zur Anatomie und Physiologie der Retina. Arch. f. Anat. und Physiol. 1877. Physiol. Abth.
J. Carrière, Die Sehorgane der Thiere vergl. anatomisch dargestellt. München 1885. (Behandelt auch die Wirbellosen.)
G. Denissenko, Einiges über den Bau der Netzhaut des Aales. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXI. 1882.
A. Dogiel, Die Retina der Ganoiden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXII. 1883.
A. Dohrn, Stud. zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. Mittheil. der Zool. Station zu Neapel. VI. Bd. 1885.
Th. W. Engelmann, Ueber Bewegungen der Zapfen und Pigmentzellen der Netzhaut unter dem Einfluss des Lichtes und des Nervensystems. Comptes rendus der VIII. Sitzung des internationalen medicinisch. Congresses. Kopenhagen 1884.
V. Graber, Grundlinien zur Erforschung des Helligkeits- und Farbensinnes der Thiere. Leipzig 1884.
H. de Graaf (vergl. das Centralnervensystem [Epiphyse]).
C. Heinemann, Beiträge zur Anatomie der Retina. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIV. 1877.
B. Hoffmann, Die Thränenwege der Vögel und Reptilien. Zeitschr. f. Naturwissenschaften. 1882.
C. K. Hoffmann, Ueber den Bau der Retina bei Amphibien und Reptilien. Niederl. Arch. f. Zool. Bd. III. Heft 1.
— —, Zur Ontogenie der Knochenfische. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 23. 1883.
L. Kessler, Zur Entwicklung des Auges. Leipzig 1877.
P. Langerhans, Untersuchungen über Petromyzon Planeri. Verhandl. d. naturf. Gesellschaft zu Freiburg i/B. 1875.
R. Leuckart, Organologie des Auges. In: A. Graefe und Th. Saemisch, Handbuch der gesammten Augenheilkunde. I. Band: Anatomie und Physiologie.
Th. Leber, Ernährungsverhältnisse des Auges. Ebendaselbst.
F. Leydig, Beiträge zur mikr. Anatomie und Entw.-Gesch. der Rochen und Haie. Leipzig 1852.
N. Lieberkühn, Beiträge zur Anatomie des embryonalen Auges. Arch. f. Anat. und Physiol. 1879.
L. Löwe, Beiträge zur Anatomie des Auges und die Histogenese der Retina. Arch. f. mikr. Anat. Vol. XV. 1878.

A. Kölliker Handbuch der Gewebelehre. Leipzig 1867.
— —, Zur Entwickl. des Auges und Geruchsorgans menschlicher Embryonen. Gratul.-Schrift an die Universität Zürich. 1883.
W. Krause, Die Nervenendigung in der Retina. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. 1876.
— —, Die Retina der Fische. Internat. Monatsschrift für Anatomie und Hitsologie. Bd. III. 1886.
— —, Ueber die Retinazapfen der nächtl. Thiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIX. 1881.
W. Kühne, Verschied. Abhandl. über die Anatomie und Physiologie der Retina (Sehpurpur). Unters. aus d. physiol. Instit. zu Heidelberg.
W. Manz, Die Ganglienzellen der Froschnetzhaut. Zeitschr. f. rat. Medicin. Bd. XXVIII.
— —, Ueber den Mechanismus der Nickhautbewegung beim Frosche. Verhdl. der naturf. Gesellsch. zu Freiburg i/B. Bd. II.
— —, Anatomisch-physiologische Untersuchungen über die Accommodation des Fischauges. Inaug.-Dissert. Freiburg i/B. 1858.
— —, Entw.-Gesch. des menschl. Auges. In dem Handbuch d. gesammten Augenheilkunde von A. Graefe und Th. Saemisch. I. Bd.
— —, Ueber albinotische Menschenaugen. Arch. für Ophthalm. XXIV.
F. Merkel, Makroskopische Anatomie des menschl. Auges. In: A. Graefe u. Th. Saemisch, Handbuch der gesammten Augenheilkunde. I. Band: Anatomie und Physiologie.
V. v. Mihalcovics, Untersuchungen über den Kamm des Vogelauges. Arch. f. mik. Anat. Bd. IX. 1873.
H, Müller's gesammelte und hinterlassene Schriften zur Anatomie und Physiologie des Auges. Herausgegeb. von O. Becker. Leipzig 1872.
W. Müller, Ueber die Stammesentwicklung des Sehorgans der Wirbelthiere. Festgabe von C. Ludwig. Leipzig 1874.
O. Nüsslin, Zur Kritik des Amphioxusauges. Inaug.-Diss. Tübingen 1877.
A. Pilliet & F. Bignon, Sur la glande lacrymale d'une tortue géante (Chelone viridis), Bulletin de la Société zoolog. de France. 1885, 1ee partie.
E. Sardemann, Die Thränendrüse. Preisschr. Freiburg i/B. 1884. Ausz. im Zool. Anz. 1884.
M. Schultze. Die Retina. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. Leipzig 1871.
— —, Ueber die Retina der Neunaugen. Sitz.-Ber. der niederrhein. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde. 6. Novbr. 1871.
— —, Ueber die Netzhaut des Störes. Ebendaselbst. 2. Decbr. 1872. Ueber weitere Aufsätze desselben Verfassers vgl. Bd. II, III, IV, V, VI u. VII des Arch. f. mikr. Anatomie.
G. Schwalbe, Mikrosk. Anatomie des Sehnerven, der Netzhaut und des Glaskörpers: In: A. Graefe und Th. Saemisch, Handbuch der gesammten Augenheilkunde. I. Bd.: Anatomie u. Physiologie.
— —, Untersuchungen über die Lymphbahnen des Auges. Arch. f. mikr. Anat. Bd. VI, 1870.
— —, Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane. Zugleich des II. Bds. 3. Abtheilung von Hoffmann's Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Erlangen 1883.
W. Baldwin Spencer, vgl. die Epiphysis cerebri der Reptilien (Centralnervensystem.)
H. Virchow, Ueber die Gefässe im Auge und in der Umgebung des Auges beim Frosche. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXV, 1882.

H. Virchow, Ueber Fischaugen. Verhdl. der phys.-medic. Gesellsch. zu Würzburg. 1881.
— —, Ueber die Form der Falten des Corpus ciliare bei Säugethieren. Morph. Jahrb. Bd. XI, 1885.
— —, Die physical. Natur des Glaskörpergewebes, die morphol. Natur desselben, die Zonula Zinnii etc. Ber. d. ophthalmolog. Gesellsch. zu Heidelberg. 1885.
— —, Mittheil. z. vergl. Anat. der Wirbelthieraugen. Ber. d. Versammlung deutscher Naturforscher u. Aerzte in Strassburg, 1885.
Th. Walzberg, Ueber den Bau der Thränenwege der Haussäugethiere und des Menschen. Gekrönte Preisschrift, Rostock 1876. (Vgl. über die Thränenwege auch die beim Riechorgan aufgeführten Arbeiten v. G. Born).
M. Weber, Ueber die Nebenorgane des Auges der Reptilien. Arch. für Naturgesch. 43. Jahrg. 1. Bd.
R. Wiedersheim (& A. Ecker), Die Anatomie des Frosches. Braunschweig, 1864—82.
W. Waldeyer, Mikroskop. Anatomie der Cornea, Sclera, Lider u. Conjunctiva. In: A. Graefe u. Th. Saemisch, Handbuch der gesammten Augenheilkunde. I. Bd.: Anatomie u. Physiologie.
— —, Anatomie microscopique (Traité complet d'ophthalmologie par L. de Wecker et E Landolt). Paris 1883.

Gehörorgan.

P. Albrecht, Sur la valeur morphologique de l'articulation mandibulaire du cartilage de Meckel et des osselets de l'ouïe etc. Bruxelles 1883. 2. Aufl. Hamburg 1886.
J. Beard, Vgl. die Arbeiten dieses Autors im Litteratur-Verzeichniss über die Hautsinnesorgane und das Centralnervensystem.
E. van Beneden, Rech. sur l'oreille moyenne des Crocodiliens etc. Arch. d. Biologie vol. III. 1882.
A. Böttcher, Die zahlreichen, das Gehörorgan behandelnden Aufsätze dieses Autors finden sich in Virchow's Arch., Bd. XVII u. XIX, im medicin. Centralblatt vom Jahr 1868 u. 1870, im Archiv für Anatomie u. Physiologie vom Jahr 1869, in den Nova acta der kaiserl. Leop. Carol. Acad., Vol. XXXV und im Archiv für Ohrenheilkunde, Bd. VI, 1871.
Breschet, Recherches anat. et physiol. sur l'organe de l'ouïe des poissons. Paris 1838.
A. Cisow, Ueber das Gehörorgan der Ganoiden. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. XVIII, 1880.
Deiters, Untersuchungen über die Lamina spiralis membranacea. Bonn 1860. Vergl. auch dessen andere Aufsätze in Virchow's Arch., Bd. XIX, und Müller's Archiv vom Jahr 1862.
Al. Fraser, On the development of the ossicula auditus in the higher Mammalia with 5 Plates. Philos. Transact. Royal Soc. London 1882. Vol. 173. P. III.
C. Hasse, Die zahlreichen, über sämmtliche Hauptgruppen der Wirbelthiere sich erstreckenden Arbeiten dieses Autors finden sich theils in der Zeitschrift für wissensch. Zoologie (Bd. XVII u. XVIII) theils in den „Anatomischen Studien", Leipzig 1870—73.
V. Hensen, Zur Morphologie der Schnecke des Menschen und der Säugethiere. Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. XIII (vergl. auch Arch. f. Ohrenheilkunde, Bd. VI).

V. Hensen, Bemerkungen gegen die Cupula terminalis. Arch. f. Anat. u. Phys. 1878. (Vergl. auch: Nachtrag dazu. Ebendaselbst 1881).
— —, Physiologie des Gehörs. In: Handbuch der Physiologie von L. Hermann. Abtheilung: Sinnesorgane, 2. Leipzig 1880. Vergl. auch andere, z. Th. die Wirbellosen betreffenden Arbeiten dieses Autors (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XIII, XVI).
H. Helmholtz, Die Lehre von den Tonempfindungen. 4. Aufl. Braunschweig, 1878.
— —, Die Mechanik der Gehörknöchelchen und des Trommelfells. Arch. f. die ges. Physiol. I. S. 1.
W. Henke, Der Mechanismus der Gehörknöchelchen. Zeitschr. für rat. Medicin. 1868.
C. K. Hoffmann, Die Beziehung der ersten Kiementasche zu der Anlage der Tuba Eustachii und des Cavum tympani. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIII. 1884.
J. Hyrtl, Vergl. anat. Unters. über das innere Gehörorgan, Prag 1845.
J. Henle, Handbuch der systemat. Anatomie, II. Bd. Eingeweidelehre. 2. Aufl. 1875.
G. B. Howes, The presence of a tympanum in the Genus Raja. Journ. of. Anat. u. Phys. Vol. XVII.
G. Lang, Das Gehörorgan der Cyprinoiden mit besonderer Berücksichtigung des Nerven-Endapparates. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XIII, 1863.
M. Lavdowsky, Unters. über den acust. Endapparat der Säugethiere. Arch. f. mik. Anat. Bd. XIII, 1877.
Kuhn, Ueber das häutige Labyrinth der Knochenfische. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIV. 1877.
— —, Ueber das häutige Labyrinth der Amphibien. Ebendaselbst, Bd. XVII. 1880.
— —, Ueber das häutige Labyrinth der Reptilien. Ebendas., Bd. XX, 1882.
P. Meyer, Études histologiques sur le Labyrinthe membraneux chez les Reptiles et les oiseaux. Paris 1876.
W. Moldenhauer, Die Entw. des mittl. und äuss. Ohres. Morph. Jahrbuch, Bd. III, 1878.
J. Nusbaum, Ueber das anatom. Verhältniss zwischen dem Gehörorgan u. der Schwimmblase bei den Cyprinoiden. Zool. Anzeiger Nr. 95. 1881. (Vgl. auch das Litteraturverzeichniss über die Schwimmblase).
J. Ranke, Das acust. Organ im Ohr der Pterotrachea. Arch. für mikr. Anat. Bd. XII, und in Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXV. Suppl.-Heft. (Vergl. auch C. Claus, Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII, 1876).
G. Retzius, Das Gehörlabyrinth der Knochenfische. Stockholm 1872.
— —, Zur Kenntniss von dem membranösen Gehörlabyrinth bei den Knorpelfischen. Arch. f. Anat. u. Physiol. II u. III. Heft. 1878.
— —, Zur Kenntniss des innern Gehörorgans der Wirbelthiere. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1880.
— —, Das Gehörorgan der Wirbelthiere. I. Das Gehörorgan der Fische und Amphibien. Stockholm, 1881. II. Das Gehörorgan der Reptilien, Vögel u. Säugethiere. Stockholm 1884.
— —, Ueber die peripherische Endigungsweise der Gehörnerven. Biolog. Untersuch., Stockholm 1881.
— —, Das membranöse Gehörorgan von Polypterus Bichir Geoffr. und Calamoichthys calabaricus J. A. Smith. Ebendaselbst pag. 61—66.
M. Sagemehl, Beiträge zur vergl. Anat. der Fische, III. Morph. Jahrbuch, Bd. X, 1884.

W. Salensky, Beiträge zur Entwickl.-Geschichte der knorpeligen Gehörknöchelchen bei Säugethieren. Morph. Jahrb. Bd. VI, 1880.
F. E. Schulze, Zur Kenntniss der Endigungsweise der Hörnerven bei Fischen u. Amphibien. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1862.
Steifensand, Das Gehörorgan der Wirbelthiere. Arch. f. Anatomie und Physiol. 1835.
Ph. Stöhr, Zur Entw.-Geschichte des Urodelenschädels. Würzb. Habil.-Schrift, 1879. Abgedruckt in der Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIII.
v. Tröltsch, Die Anatomie des äusseren u. mittleren Ohres etc. Aus: Lehrbuch der Ohrenheilkunde. 7. Aufl. Leipzig 1881.
A. Tuttle, The relation of the external Meatus, Tympanum and Eustachian Tube to the first visceral cleft. Proceed. of the Americ. Acad. of Arts and Sciences 1883—84.
V. Urbantschitsch, Ueber die erste Anlage des Mittelohres und des Trommelfells. Mitth. a. d. embr. Instit. Wien, Heft 1. 1877.
E. H. Weber, De aure et auditu hominis et animalium. Lipsiae 1820.
R. Wiedersheim, Das Kopfskelet der Urodelen. Morphol. Jahrbuch, Bd. III, 1877.
— —, Zur Anat. und Physiol. des Phyllodactylus europ., mit besonderer Berücksichtigung des Aquaeductus vestibuli der Ascalaboten im Allgemeinen. Ebendaselbst Bd. I., 1876.
R. Wright, Some preliminary notes on the Anatomy of Fishes Comm. to the Canadian Institute, Toronto 1885.

G. Organe der Ernährung.

Darmcanal und seine Anhangsorgane.

Zähne.

Ch. Aeby, Die Architectur unvollkommen getheilter Zahnwurzeln. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XV. 1878.
G. Cuvier, Leçons d'anatomie comparée, Tome III.
— —, Recherches sur les ossements fossiles. Tome V. Abth. II.
A. Dohrn, Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. Mitthlg. a. d. Zool. Station zu Neapel, 1884. III. Bd. Heft II.
Flower, Lectures on Odontology. Brit. Med. Journal. 1871.
Giebel, Odontographie. 1855.
— —, Mammalia, Bronn's Classen u. Ordnungen des Thierreichs.
Heinecke, Unters. über die Zähne niederer Wirbelthiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIII. 1873.
R. Hensel, Ueber Homologieen u. Varianten in den Zahnformeln einiger Säugethiere. Morph. Jahrb. Bd. V. 1879.
O. Hertwig, Ueber das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skelets der Mundhöhle. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XI. 1874. (Vergl. auch das Hautskelet).
T. H. Huxley, On the cranial and dental characters of the Canidae. Proceed. Zool. Soc. of London. Nr. XVI. 1880.
F. Leydig, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankfurt 1857.
— —, Ueber die Molche der württemberg. Fauna. Arch. für Naturgesch. Bd. XXXIII, 1877.
— —, Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.

Leche, Studien über das Milchgebiss und die Zahnhomologieen bei den Chiropteren. Arch. f. Naturgesch. Jahrg. 43.
J. Meckel, System der vergl. Anatomie. Tome IV.
P. de Meuron, Sur le développement de l'oesophage. Comptes rendus des séances de l'Academie des Sciences. Paris 1886.
J. Müller, Ueber eine eigenthümliche Bewaffnung des Zwischenkiefers der reifen Embryonen der Schlangen und Eidechsen. Arch. f. Anat. u. Physiologie. 1841.
G. Pouchet et L. Chabry, Contrib. à l'odontologie des Mammifères. Journ. de l'anat. et de la physiol. Tom. XX, 1884.
Ryder, On the Evolution and Homologies of the Incisors of the horse. Proceed. of the Acad. of nat. science of Philadelphia. 1877.
M. Schlosser, Beitr. zur Kenntniss der Stammesgeschichte der Hufthiere und Versuch einer Systematik der Paar- u. Unpaarhufer. Morph. Jahrbuch, Bd. XII, 1886.
S. Sirena, Ueber den Bau und die Entwicklung der Zähne bei den Amphibien u. Reptilien. Verhdl. d. phys.-medic. Gesellsch. zu Würzburg, 1871.
B. Sternfeld, Ueber die Structur des Hechtzahnes, insbesondere die des Vasodentins. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XX. 1882.
R. Owen, Odontography (mit Atlas). London 1840—45.
— —, Anatomy of Vertebrates. London 1866—68.
W. Peters, Ueber die Batrachiergattung Hemiphractus. Monat. Berichte d. K. Preuss. Acad. d. Wissensch. zu Berlin. 1862.
Ch. Tomes, Die Anatomie der Zähne des Menschen und der Wirbelthiere. In's Deutsche übers. von L. Holländer. Berlin 1877.
— —, Develop. of Teeth of Batrachia and Lizards. — Develop. of Teeth of Ophidia. Philos. Transact. 1875.
— —, Develop. of Teeth of Selachii and Teleostei. Philos. Transact. 1876.
W. Waldeyer, Bau und Entwicklung der Zähne. In: Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. Leipzig 1871.
R. Wiedersheim, Salamandrina perspicillata. Versuch einer vergl. Anat. der Salamandrinen. Genua 1875.
— —, Das Kopfskelet der Urodelen. Morphol. Jahrb. Bd. III. 1877.

Mundhöhlendrüsen.

Bermann, Ueber tubulöse Drüsen in den Speicheldrüsen. Würzburg. Inaug.-Dissert. 1878.
G. Born, Ueber die Nasenhöhlen und den Thränennasengang der Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. II. 1876.
— —, Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der amnioten Wirbelthiere. 3 Abhandlungen. Ebendaselbst Bd. V und VIII.
Cloquet, Organisation des voies lacrymales chez les serpents. Mém. du muséum d'hist. nat. 1821.
A. Dugès, Rech. anat. et physiol. sur la déglutition dans les reptiles. Annal. d. scienc. nat. 1827.
Duvernoy, Mém. sur les caractères tirés de l'anatomie pour distinguer les serpents venimeux des serpens non venimeux. Ann. d. scienc. nat. 1832.
V. v. Ebner, Die acinösen Drüsen der Zunge etc. Graz 1873.
J. G. Fischer, Anat. Notizen über Heloderma horridum Wiegm. Verhdl. des Vereins für naturwiss. Unterhaltung zu Hamburg. Bd. V.
J. Henle, Handbuch der systemat. Anatomie. Bd. II. Eingeweidelehre. 2. Aufl. 1875.

M. Holl, Ueber das Epithel in der Mundhöhle von Salamandra maculosa. Sitz.-Bericht d. Kais. Acad. d. Wissenschaften XCII. Bd. III. Abth. Juli-Heft. Jahrg. 1885. Wien.

F. Leydig, Anatomisch-histolog. Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin 1853.

— —, Ueber die Kopfdrüsen einheimischer Ophidier. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IX. 1873.

J. Meckel, System der vergl. Anat. Bd. IV.

A. B. Meyer, Ueber den Giftapparat der Schlangen. Monats-Ber. Berl. Acad. 1869.

J. Müller, De glandul. sec. struct. penit. 1830.

V. Podwisotzky, Anat. Unters. über die Zungendrüsen des Menschen und der Säugethiere. Inaug.-Dissert. Dorpat 1878.

P. Reichel, Beitrag zur Morphologie der Mundhöhlendrüsen der Wirbelthiere. Morphol. Jahrb. Bd. VIII. 1882.

Schlegel, Essai sur la physiognomie des serpens. La Haye 1837.

H. Viallanes, Observ. sur les glandes saliv. chez l'Echidné (Echidna hystrix). Annal. d. scienc. natur. Sér. VI. T. VII.

R. Wiedersheim, Die Kopfdrüsen der geschwänzten Amphibien und die Glandula intermaxillaris der Anuren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXVII.

— —, Das Kopfskelet der Urodelen. Morphol. Jahrb. Bd. III. 1877.

Zunge.

Ludwig Ferdinand, Prinz von Bayern, Zur Anatomie der Zunge. Eine vergleichend anatomische Studie. München 1884.

C. Gegenbaur, Ueber die Unterzunge des Menschen und der Säugethiere. Morphol. Jahrb. Bd. IX. 1884.

— —, Beiträge zur Morphologie der Zunge. Ebendaselbst Bd. XI. 1886.

Charles Sedgwick Minot, Studies on the tongue. Anniversary memoirs of the Boston Society of natural history. Boston 1880.

Vergl. auch die verschiedenen Monographieen, die Handbücher der systemat. Zoologie und vergl. Anatomie. Ferner die von C. K. Hoffmann bearbeiteten Amphibien und Reptilien in Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs, sowie die früher schon citirten Arbeiten R. Wiedersheim's über Amphibien und Reptilien, z. B. Salamandrina perspicillata etc.; ferner die Aufsätze Leydig's und die Arbeit H. Gadow's, über die vergl. Anatomie des Verdauungssystemes der Vögel (Jenaische Zeitschr. Bd. XIII. N. F. VI.).

Vergl. auch Giebel, Die Zunge der Vögel und deren Gerüst. Zeitschr. d. ges. Naturw. 1859, Bd. XI, mit vielen Abbild. etc.

Glandula thyreoidea und thymus.

B. Afanassiew, Ueber Bau u. Entwicklung der Thymus der Säugethiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIV. 1877.

G. Born, Ueber die Derivate der embryonalen Schlundbögen und Schlundspalten bei Säugethieren. Vortrag in der medic. Section der schlesischen Gesellsch. für vaterl. Cultur. 1. Decbr. 1882. Abgedr. in d. Breslauer ärztl. Zeitschr. Nr. 24. 23. Decbr. 1882. (Handelt auch von der Thymus.)

— —, Ueber die Derivate der embryonalen Schlundbogen etc. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXII. 1883.

A. Dohrn, Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. Mittheil. aus der zoolog. Station zu Neapel. Bd. V u. VI. 1. Heft. 1884—85.
A. Ecker, Blutgefässdrüsen. Wagner's Handwörterbuch für Physiologie. IV.
Phil. Fischelis, Beitrag zur Kenntniss der Glandula thyreoidea und Glandula Thymus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXV. 1885. (Enthält die gesammte Litteratur).
A. Fol, Ueber die Schleimdrüsen oder den Endostyl der Tunicaten. Morphol. Jahrb. Bd. I. 1876.
A. Götte, Entw.-Geschichte der Unke. Leipzig 1875.
W. His, Anatomie menschl. Embryonen. Mit Atlas. Leipzig 1880—85.
A. Kölliker, Entwickl.-Geschichte des Menschen und d. höheren Thiere. 2. Aufl. Leipzig 1879.
— —, Gewebelehre.
H. Luschka, Ueber die drüsenartige Natur des sogenannten Ganglion intercaroticum. Arch. f. Anat. und Physiol. 1862.
F. Maurer, Schilddrüse und Thymus der Teleostier. Morphol. Jahrb. Bd. XI. 1885.
P. de Meuron, Recherches sur le développement du Thymus et de la glande thyroïde. Inaug.-Diss. Genève 1886. (Eine bezüglich der Gruppirung und erschöpfenden Behandlung des Stoffes vortreffliche Arbeit, welche auch ein ausgedehntes Litteratur-Verzeichniss enthält.)
W. Müller, Ueber die Hypobranchialrinne der Tunicaten und deren Vorhandensein bei Amphioxus und den Cyclostomen. Jenaische Zeitschrift. Bd. VII.
— —, Ueber die Entwicklung der Schilddrüse. Ebendas. Bd. VI.
— —, Die Hypobranchialrinne der Tunicaten. Ebendas. Bd. VII.
Remak, Untersuch. über Entwicklung der Wirbelthiere. Berlin 1855.
A. Schneider, Beitr. zur vergl. Anatomie und Entw.-Gesch. der Wirbelthiere. Berlin 1879. (Gl. thyreoidea von Ammocoetes.)
M. Schultze, Die Entwickl.-Geschichte von Petromyzon Planeri. Natuurkundige Verhandelingen van de Hollandsche Maatschappij der wetenschappen te Haarlem, II. verzameling D. 12. 1856. (Preisschrift.) S. 28.
A. Seessel, Zur Entwickl.-Gesch. des Vorderdarmes. Arch. f. Anat. und Physiol. 1877.
H. Stannius, Handbuch der Zootomie. Berlin 1854.
L. Stieda, Unters. über die Entwicklung der Glandula thymus, thyreoidea und carotica. Leipzig 1881.
H. Watney, The minute anatomy of the Thymus. Philos. Transact. Royal Soc. P. III. 1882.
A. Wölfler, Ueber die Entwicklung d. Schilddrüse. Berlin 1880.

Darmcanal und seine Anhangsorgane.

Abgesehen von den grösseren embryologischen und vergl. anatomischen Werken, die ich gleich zu Anfang dieses Litteraturverzeichnisses namhaft gemacht habe, will ich noch einmal an folgende, ebenfalls früher schon citirte Quellen erinnern und weitere hinzufügen:

FISCHE UND DIPNOËR.

H. Ayers, Beitr. z. Anat. u. Phys. d. Dipnoër. Jen. Zeitsch. f. Naturw. Bd. XVIII. N. F. XI. Bd. 1885.
Balfour (Elasmobranchier), Balfour und Parker (Lepidosteus), Leydig (Rochen und Haie, Fische und Reptilien), Langerhans (Amphi-

oxus und Petromyzon), J. Müller (Vergl. Anatomie der Myxinoiden, Bau und Grenzen der Ganoiden), Rolph (Amphioxus), Schneider (Amphioxus, Petromyzon).

Diesen Quellen füge ich noch bei:

G. Cattaneo, Struttura e sviluppo dell' intestino dei pesci. Bolletino scientifico. No. 1. Marzo 1886, Pavia.

— —, Sulla formazione delle cripte intestinali negli embrioni del Salmo salar. Rend. del R. Istit. Lomb. Serie II, vol. XIX, Fasc. IX. Milano 1886.

— —, Istologia e sviluppo del Tubo digerente dei pesci. Milano 1886. (Enthält ein ausführliches Litteratur-Verzeichniss.)

L. Edinger, Ueber die Schleimhaut des Fischdarmes etc. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIII. 1877.

Krukenberg, Versuche zur vergl. Physiologie d. Verdauung etc. Unters. aus d. physiol. Inst. der Univ. Heidelberg, Bd. I.

J. List, Untersuch. üb. d. Cloakenepithel der Plagiostomen. Sitz.-Ber. d. K. Acad. Wissensch. zu Wien. XC, XCII. 1884, 1885.

H. Lorent, Ueber den Mitteldarm von Cobitis fossilis Lin. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XV. 1878.

H. Rathke, Zur Anatomie der Fische. 1) Ueber den Darmcanal. 2) Ueber die Leber, die Milz u. die Harnwerkzeuge. (Zwei Aufsätze.) Arch. f. Anat. u. Physiol. 1837.

R. Wiedersheim, Ueber die mechanische Aufnahme der Nahrungsmittel in der Darmschleimhaut. Freiburger Festschrift zur 56. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte 1883.

Eine reiche Fundgrube für den Tractus intestinalis der Fische bildet auch das Handbuch der Zootomie von H. Stannius, sowie das System der vergl. Anatomie von J. Meckel.

AMPHIBIEN.

Ebenfalls früher schon aufgeführte Arbeiten von:

Götte (Entw.-Gesch. der Unke), Hoffmann (Amphibien, in Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs), Ecker und Wiedersheim (Anatomie des Frosches), Wiedersheim (Salamandrina persp., Anatomie der Gymnophionen, Kopfdrüsen der Urodelen und die Glandula intermaxillaris der Anuren), Stannius (Handbuch der Zootomie).

RERTILIEN.

C. K. Hoffmann (Reptilien; in Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs), Leydig (Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier), Stannius (Handbuch der Zootomie).

VÖGEL.

Selenka und Gadow, (Vögel; Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs), Tiedemann (Anatomie und Naturgeschichte der Vögel). Naumann's Naturgeschichte der Vögel Deutschlands.

Als weitere Quellen führe ich noch an:

M. Cazin, Recherches sur la structure de l'estomac des oiseaux. Comptes rendus. Paris 1886.

G. Cattaneo, Istologia e sviluppo dell' apparato gastrico degli uccelli. Milano 1884.

Forbes, On the Bursa Fabricii in Birds. Proceed. Zool. Soc. London 1877.

H. Gadow, Versuch einer vergl. Anatomie des Verdauungssystems der Vögel. Jenaische Zeitschrift, Bd. XIII. N. F. VI. (Enthält zahlreiche werthvolle Litteraturangaben).
Gasser, Die Entstehung der Cloakenöffnung bei Hühnerembryonen. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abtheil. 1880.
Huschke, De bursae Fabricii origine. 1838.
Leuckart, Zoolog. Bruchstücke, II. 1841. Ueber eine zusammenges. Magenbildung bei verschiedenen Vögeln.
Molin, Sugli stomachi degli uccelli. In Denkschr. K. Acad. d. Wissensch. III. Bd. 1852.
L. Stieda, Ueber den Bau und die Entw. der Bursa Fabricii. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXXIV.
Tiedemann und Gmelin, Die Verdauung. II. Bd. Heidelberg 1826.
R. Wiedersheim, Die feineren Strukturverhältnisse der Drüsen im Muskelmagen der Vögel. Inaug.-Diss. Würzburg 1872. In erweiterter Form publ. im Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. VIII. 1872.

SÄUGETHIERE.

Gurlt, (Haussäugethiere), Frank (Haussäugethiere), Rapp 1) Cetaceen, 2) Edentaten.)
Vergl. auch die grösseren Werke von Cuvier, Meckel, Kölliker (Histologie), Henle (Systematische Anatomie des Menschen).

Sehr wichtig ist der Aufsatz Gegenbaur's, Bemerkungen über den Vorderdarm niederer Wirbelthiere. Morphol. Jahrb. Bd. IV. 1878.

Von neueren histolog. Arbeiten über die Darm-Schleimhaut nenne ich:

Edinger, Zur Kenntniss der Drüsenzellen des Magens, besonders beim Menschen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVII. 1879.
Th. Eimer, Neue und alte Mittheilungen über Fettresorption im Dünndarm und im Dickdarm. Biol. Centr.-Blatt. Bd. IV. Nr. 19. 1884.
W. Eysoldt, Ein Beitrag zur Frage der Fettresorption. Inaug.-Dissert. Kiel 1885.
J. Garel, Recherches sur l'anatomie comparée des glandes de la muqueuse intestinale et gastrique des animaux vertebrés. Lab. d'Anat. gén. de la faculté de medecine de Lyon. Paris 1879.
J. Kollmann, Intracellulare Verdauung in der Keimhaut von Wirbelthieren. Recueil zoologique Suisse. Tome I. No. 2.
E. Metschnikoff, Untersuch. über die intracellulare Verdauung bei wirbellosen Thieren. Arbeiten des zool. Instituts zu Wien. Tom. V. Heft 2. 1883.
— —, Untersuch. über die mesodermalen Phagocyten einiger Wirbelthiere. Biol. Centralbl. III. Bd. 1883. Nr. 18.
Ferdinand Graf Spee, Beobacht. über den Bewegungsapparat und die Bewegung der Darmzotten, sowie deren Bedeutung für den Chylusstrom. Acad. Habil.-Schrift (Kiel), abgedruckt im Arch. f. Anat. u. Physiol. 1885. Anat. Abtheilg.
Ph. Stöhr, Ueber das Epithel des menschl. Magens. Verhdlg. d. phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg. N. F. XV. Bd. 1880.
— —, Ueber die Pylorusschleimhaut. Sitz.-Ber. d. Würzb. phys.-med. Ges. 1881.
O. Tornier, Ueber Bürstenbesätze an Drüsenepithelien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVII. 1886.

Th. Zawarykin, Ueber die Fettresorption im Dünndarm. Pflüger's Archiv f. d. gesammte Physiologie. Bd. XXXI. 1883.

H. Athmungsorgane. (Schwimmblase.)

Hierfür gelten die meisten der im Litteraturverzeichniss über den Tractus intestinalis angeführten Arbeiten.

Dazu führe ich noch folgende an:

FISCHE.

K. E. v. Bär, Unters. über d. Entw.-Gesch. der Fische nebst einem Anhang über die Schwimmblase. Leipzig 1835.

J. F. van Bemmelen, Ueber vermuthliche rudimentäre Kiemenspalten bei Elasmobranchiern. Mitth. der zool. Station zu Neapel. VI. Bd. 2. Heft. 1885.

Bjeletzki, Ueber die in der Schwimmblase enthaltenen Gase. Abhdl. der naturf. Gesellsch. zu Charkoff. 1884. Referirt im biol. Centralblatt 1884.

A. Götte, Zur Entwicklung der Teleostierkieme. Zool. Anz. I. Jahrg. 1878.

C. Hasse, Beobachtungen über die Schwimmblase der Fische. In „Anatomische Studien".

van der Hoeven, 1) Ueber die zellige Schwimmblase des Lepidosteus. 2) Ueber Lungen und Schwimmblasen. 2 Artikel. Arch. f. Anat. und Physiol. 1841.

C. K. Hoffmann, Zur Ontogenie der Knochenfische. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIII. 1883.

J. Hyrtl, Ueber die Schwimmblase von Lepidosteus. Sitz.-Ber. Wien. Acad. Bd. VIII. 1852.

F. S. Leukart, Untersuch. über die Kiemen der Embryonen von Rochen und Haien etc. Stuttgart 1836.

F. Leydig, Zur mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. der Rochen und Haie. 1852.

F. Maurer, Ein Beitrag zur Kenntniss der Pseudobranchien der Knochenfische. Morphol. Jahrb. Bd. IX. 1883.

J. Müller, Fortgesetzte Untersuchungen über die Pseudobranchien. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1841.

— —, Beobachtungen über die Schwimmblase der Fische mit Bezugnahme auf einige neue Fischgattungen. Ebendaselbst 1842.

(Vergl. auch dessen „Anatomie der Myxinoiden" und „Bau und Grenzen der Ganoiden").

J. Nusbaum, Ueber das anatomische Verhältniss zwischen dem Gehörorgan und der Schwimmblase bei den Cyprinoiden. Zool. Anz. IV. 1881.

H. Rathke, Zur Anatomie der Fische. (Ueber die Schwimmblase und über den Bau des Kiemenapparates des Lepadogaster biciliatus). Arch. f. Anat. u. Physiol. 1838.

— —, Unters. über den Kiemenapparat und das Zungenbein der Wirbelthiere. 1832.

A. Riess, Der Bau der Kiemenblätter bei den Knochenfischen. Troschel's Archiv f. Naturgesch. 47. Jahrg.

Reissner, Ueber die Schwimmblase und den Gehörapparat einiger Siluroiden. Arch. f. Anat. und Physiol. 1859.

M. Sagemehl, Beitr. z. vergl. Anat. d. Fische. Morphol. Jahrb. Bd. X. 1885. (Enthält unter Anderem wichtige Notizen zur Anatomie und Physiologie der Schwimmblase.)

S. L. L. Schenk, Die Kiemenfäden der Knorpelfische während der Entwicklung. Sitz.-Ber. Wien. Acad. III. Abth. Jahrg. 1875.
E. H. Weber, De aure et auditu hominis et animalium. Lipsiae 1820.
N. Zograff, Ueber d. sogen. Labyrinthapparat der Labyrinthfische (Labyrinthici). Biolog. Centr.-Blatt. V. Bd. 1886.

AMPHIBIEN.

P. Albrecht, Sur la Non-Homologie des Poumons der Vertébrés pulmonés avec la vessie natatoire des Poissons. Paris und Brüssel 1886.
J. E. V. Boas, Ueber den Conus arteriosus und die Arterienbogen der Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. VII. 1881.
L. Camerano, Ricerche intorno alla vita branchiale degli Anfibi. Mem. dalle Memorie della R. Accad. delle Scienze di Torino. Ser. II. Tom. XXXV. 1883.
M. v. Chauvin, Ueber das Anpassungsvermögen der Larven von Salamandra atra. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXVII.
J. G. Fischer, Anatom. Abhandlungen über die Perennibranchiaten und Derotremen. Hamburg 1864.

Weitere Abhandlungen über die Anatomie und Physiologie der Athmung bei Amphibien haben geliefert:

Configliachi e Rusconi, Del Proteo anguino, Gibbes (Menobranchus), Boston Journ. of Nat. Hist. VI. pag. 369; Neill (Siren), in Isis 1832, pag. 698—699; Rusconi, Descr. anat. d. organi d. circolaz. d. larve d. Salamandre acq., pag. 29—31; L. Vaillant (Siren), Annales d. Scienc. nat. Sér. IV. Tom. 19, pag. 340—344.
Vergl. auch die Arbeiten von Weismann, Ueber die Umwandlung des mexicanischen Axolotl in ein Amblystoma. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XXV, und Siebold, Zusatz zu den Mittheilungen über die Verwandlung des Axolotl in Amblystoma. Ebendaselbst, Bd. XXVII. Ferner: Wiedersheim in Ecker's Anatomie des Frosches.

REPTILIEN.

Abgesehen von den Arbeiten C. K. Hoffmann's (Reptilien, in Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreichs), verweise ich noch auf:

J. Henle, Vergl. anatomische Beschreibung des Kehlkopfs. Leipzig 1839. (Diese Arbeit erstreckt sich auf sämmtliche Hauptgruppen der Vertebraten.)
Mitchell and Morehouse, Researches upon the Anatomy and Physiology of Respiration in the Chelonia; in: Smithson. Contributions. Vol. XIII. 1863.
H. Rathke, Ueber die Luftröhre, die Speiseröhre und den Magen von Sphargis coriacea. Arch. f. Anat. und Physiol. 1846.
F. E. Schulze, Die Lungen. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. Leipzig 1871.
H. Simon und Susanna Phelps Gage, Wasserathmung bei weichschaligen Schildkröten, ein Beitrag zur Physiologie der Athmung bei Wirbelthieren. The American Naturalist. Vol. XX, No. 3. 1886. Refer. im Biolog. Centralblatt. Bd. VI. No. 7. 1886.
R. Wiedersheim, Zur Anat. und Physiol. des Phyllodactylus europaeus etc. Morphol. Jahrb. Bd. I. 1876.
— —, Das Respirations-System der Chamaeleoniden. Ber. d. naturf. Gesellschaft zu Freiburg i/B. Bd. I. 1886.

VÖGEL.

F. E. Beddard, On the structural character and classification of the Cuckoos. Proceed. Royal Society of London. 1885.

Campana, Recherches d'Anatomie, de Physiologie et d'Organogénie pour la détermination des Lois de la Genèse et de l'Evolution des Espèces animales. I. Mémoire. Physiologie de la Respiration chez les oiseaux. Anatomie de l'appareil pneumatique pulmonaire, de faux diaphragmes, des séreuses et de l'intestin chez le poulet. Paris. Masson. 1875.

Foster & Balfour, Grundzüge der Entwicklungsgesch. Deutsche Uebers. von Kleinenberg. Leipzig 1876 2. Aufl. des englischen Textes 1883.

N. Guillot, Mém. sur l'appareil de la respiration dans les oiseaux. Ann. d. Sc. nat. 3. ser. T. V. 1846.

T. H. Huxley, On the respiratory organs of Apteryx. Proc. Zool. Soc. 1882.

Jacquemin, II. Mém. sur la pneumaticité du squelette des oiseaux. Nova Acta A. L. C. nat. cur. t. XIX. 1842.

R. Owen, Anatomy of vertebrates. London 1868.

P. Pavesi, Studi anatomici sopra alcuni uccelli. Annal del Museo civ. di Stor. nat. di Genova. Vol. IX, 1876—77.

— —, Intorno ad una nuova forma di trachea di Manucodia. Ebendaselbst. Vol. VI. 1874.

Prechtl, Unters. über den Flug der Vögel. Wien 1846.

H. Rathke, Ueber die Entwicklung der Athemwerkzeuge bei den Vögeln und Säugethieren. 1828. Nova Acta t. XIV.

Sappey, Rech. zur l'appareil respiratoire des oiseaux. Paris 1847.

E. Selenka, Beitr. sur Entw.-Geschichte der Luftsäcke des Huhns. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. XII. 1866.

H. Strasser, Die Luftsäcke der Vögel. Morphol. Jahrb. Bd. III. 1877.

— —, Ueber den Flug der Vögel. Jena 1885.

L. Wunderlich, Beitr. zur vergl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte des unteren Kehlkopfes der Vögel. Nova acta Bd. 48 der Kaiserl. Leopold. Carolin. Deutschen Academie der Naturforscher. Halle 1886.

SÄUGETHIERE.

Ch. Aeby, Der Bronchialbaum der Säugethiere und des Menschen. Leipzig 1880. (Vergl. auch die vorläufige Mittheilung: „Die Gestalt des Bronchialbaumes und die Homologie der Lungenlappen beim Menschen." Centralbl. f. d. med. Wissensch. 1878. Nr. 16.

— —, Der Bronchialbaum des Menschen bei Situs inversus. Arch. f. Anat. und Physiol. 1882. Dasselbe Thema behandeln: M. Weber und H. Leboucq. Zoolog. Anz. 1881. Nr. 76 und 82.

P. Albrecht, Ueber die morpholog. Bedeutung der Pharynxdivertikel. Bericht über die Verhandlungen des deutschen Chirurgencongresses (Centralblatt für Chirurgie 1885 Nr. 24) in Berlin 1885.

H. Beauregard et Boulart, Recherches sur le larynx et la trachée des Balaenides. Journ. de l'Anatomie et de la Physiologie. T. XVIII.

G. Cuvier, Leçons d'anatomie comparée. Tom. VII. Paris 1840.

M. Fürbringer, Beitr. zur Kenntniss der Kehlkopfmuskulatur. Jena 1875. (Enthält zugleich ein umfassendes Litteraturverzeichniss des Kehlkopfes im Allgemeinen).

G. B. Howes, On some points in the anatomy of the Porpoise (Phocaena communis). Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XIV.

A. Kölliker, Grundriss der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Leipzig 1880.

— —, Zur Kenntniss des Baues der Lungen des Menschen. Verhandl. d. med. Gesellsch. z. Würzburg. N. F. Bd. XVI.

Küttner, Studien über das Lungenepithel. Virchow's Archiv, Bd. 66.

R. Owen, Anatomy of Vertebrates. Vol. III. London 1868.

F. E. Schulze, Die Lungen. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. Leipzig 1871.

S. Soemmering, Lehre von den Eingeweiden und Sinnesorganen des menschl. Körpers. Umgearbeitet und beendigt von E. Huschke, Leipzig 1844.

L. Stieda, Einiges über Bau und Entwicklung der Säugethierlunge. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXX. Suppl.

Vergl. auch die Hand- und Lehrbücher der Anatomie des Menschen von Aeby, Henle, Hyrtl, Krause, Meyer, etc.

Coelom und Pori abdominales.

H. Ayers, Untersuchungen über Pori abdominales. Morphol. Jahrb. Bd. X. 1885.

Bridge, Pori abdominales of Vertebrata. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XIV.

C. Gegenbaur, Bemerkungen über die Pori abdominales. Morph. Jahrb. Bd. X. 1885.

F. Lataste et R. Blanchard, Le péritoine du Python etc. Extr. d. bull. de la Soc. zool. de France pour 1879.

B. Solger, Stud. z. Entwickl.-Gesch. des Coeloms und des Coelomepithels der Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. X. 1885.

Turner, On the Pori abdominales in some Sharks. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XIV.

I. Circulationsorgane.

Ausser den früher schon namhaft gemachten grösseren Werken, den Monographien, den Lehr- und Handbüchern der vergl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte etc. vergleiche man noch:

Barkow, Disquis. de arteriis mammalium et avium. Nova acta Acad. Leop. Tom. XX. 1843.

F. E. Beddard, Note on the presence of an Anteriorabdominal Vein in Echidna. Proceed. Zool. Soc. of London. 18. Novbr. 1884 und im Zool. Anzeiger VII. N. 182. 1884.

— —, On the heart of Apteryx Proceed. Zoolog. Society of London. Febr. 17. 1885.

A. C. Bernays, Entwicklungsgeschichte der Atrioventricularklappen. Morphol. Jahrb. Bd. II. 1876.

Th. Bischoff, Ueber den Bau des Crocodilherzens etc. Arch. f. Anat. und Physiol. 1836.

E. V. Boas, Ueber Herz und Arterienbogen bei Ceratodus und Protopterus. Morphol. Jahrb. Bd. VI. 1880.

— —, Ueber den Conus arteriosus bei Butirinus und bei anderen Knochenfischen. Ebendaselbst.

— —, Ueber den Conus arteriosus und die Arterienbogen der Amphibien. Ebendaselbst. Bd. VII, 1881.

E. V. Boas, Beiträge z. Angiologie d. Amphibien. Ebendas. Bd. VIII, 1882.

A. Brenner, Ueber das Verhältniss des Nerv. laryngeus inferior vagi zu einigen Aortenvarietäten des Menschen und zu dem Aortensystem der durch Lungen athmenden Wirbelthiere überhaupt. Arch. f. Anat. und Physiol. 1883.

Brücke, Beitr. zu vergl. Anatomie und Physiologie des Gefässsystems der Amphibien. Denkschr. der Kais. Acad. d. Wissensch. zu Wien. Math.-naturw. Cl. Bd. III. 1852.

M. Cadiat, Du développement de la partie céphalo-thoracique de l'embryon, de la formation du diaphragme, des pleures, du péricarde, du pharynx et de l'oesophage. Journ. de l'anat. et de la physiol. vol. XIV. 1878.

L. Calori, Anatomia del Axolotl. Memorie della Accad. delle Scienze di Bologna, Tomo III. 1851.

— —, Sugli organi della circolazione e della respirazione dei gyrini della Rana esculenta e delle larve della Salamandra cristata. Nuov. Ann. dell. Scienz. nat. di Bologna. Ann. I. 1838.

Duvernoy, Note sur la structure du coeur des Crocodiliens. Journ. de l'Institut. 1838.

A. Ecker und R. Wiedersheim, Die Anatomie des Frosches. Braunschweig, 1864—82.

Henri Milne Edwards, Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée. T. II. 1858.

Franque, Nonnulla ad Amiam calvam accuratius cognoscendam. Berlin 1847.

G. Fritsch, Zur vergl. Anatomie des Amphibienherzens. Arch. f. Anat. und Physiol. 1869.

C. Gegenbaur, Zur vergl. Anatomie des Herzens. Jenaische Zeitschr. Bd. II. 1866.

C. Gompertz, Ueber Herz und Blutkreislauf bei nackten Amphibien. Arch. f. Anat. und Physiol. (Physiol. Abth.) 1884. (Enthält eine mustergiltige Beschreibung der Anat. u. Physiologie d. Anurenherzens.)

Gurlt, Anatomische Abbildungen der Haussäugethiere.

Hahn, Commentatio de arteriis anatis. Hannover 1830.

C. Hasse, Die Ursachen des rechtzeitigen Eintritts der Geburtsthätigkeit beim Menschen. Zeitschr. für Geburtshilfe und Gynaekologie. Bd. VI. Heft 1.

W. His, Anatomie menschlicher Embryonen. Leipzig, 1880—1885.

Huschke, Ueber die Carotidendrüse einiger Amphibien. Treviranus' Zeitschr. f. Physiologie. Bd. IV. 1831.

J. Hyrtl, Berichtigungen über den Bau des Gefässsystems von Hypochthon Laurentii. Medicin. Jahrb. d. österr. Staates. Bd. 48. 1844.

— —, Cryptobranchus japonicus. Schediasma anatom. Wien 1865.

— —, Beobachtungen aus dem Gebiete der vergl. Gefässlehre. Medicin. Jahrb. d. österr. Staates. Bd. 24, S. 69; 232; 376.

— —, Das arterielle Gefässsystem der Edentaten. Denkschr. d. Acad. zu Wien. Bd. VI. S. 21.

— —, Das arterielle Gefässsystem der Monotremen. Ebendaselbst. Bd. V. S. 1.

Huxley, On the structure of the Skull and the Heart of Menobranchus lateralis. Proc. of the Zool. Soc. of London, 1874.

Jacquart, Mém. sur plusieurs points du système veineux abdominal du Caiman. Annal. des sc. nat. Tom IV.

— —, Mém. sur les organes de la circulation chez le Python. Ebendaselbst.

J. Müller, Ueber das Gefässsystem der Fische. Abhandl. der Berliner Acad. 1839.
— —, Ideen zur Vergleichung der Blutgefässstämme der verschiedenen Classen der Wirbelthiere. Ebendaselbst.
— —, Ueber die Wundernetze. Ebendaselbst.
Nicolai, Unters. über den Verlauf und die Vertheilung der Venen bei Vögeln, Amphibien und Fischen, besonders die Venen der Nieren betreffend. In: Isis, 1826.
Nitsch, Observationes de avium art. carotid. comm. Halle 1829.
R. Owen, On the structure of the Heart in the Perennibr. Transact. of the Zool. Soc. of London, 1835.
Panizza, Sulla Struttura del cuore e della circolazione del sangue del Crocodilus lucius. Bibliotheca italiana. LXX, 87.
Rapp, Ueber die Wundernetze. Meckel's Archiv, 1827.
H. Rathke, Ueber die Entwicklung der Arterien, welche bei den Säugethieren von den Bogen der Aorta ausgehen. Arch. f. Anat. u. Phys. 1843.
— —, Untersuch. über die Aortenwurzeln der Saurier. Denkschrift der Wiener Acad. vol. XIII. 1857.
— —, Ueber die Bildung der Pfortader und der Lebervenen bei Säugethieren. Meckel's Archiv, 1830.
— —, Ueber den Bau und die Entwicklung des Venensystems der Wirbelthiere. Bericht über das naturhist. Seminar der Univers. Königsberg, 1838.
— —, Entwicklungsgeschichte der Natter. Königsberg 1839.
Rusconi, Descrizione anatomica degli organi della circolazione delle Larve delle Salamandre acquatiche. 1817.
— —, Développement de la Grénouille comm. 1826.
— —, Hist. nat., développement et metamorphose de la Salamandre terrestre. 1854.
Sabatier, Observations sur les transformations du système aortique dans la série des Vertébrés. Annal. d. sc. nat. Sér. 5. Tom. XIX.
— —, Études sur le coeur dans la série des Vertébrés. Montpellier et Paris 1873.
Schweigger-Seidel, Das Herz. Stricker's Handb. der Lehre von den Geweben. Leipzig 1871.
Ph. Stöhr, Conus arteriosus der Selachier und Ganoiden. Morph. Jahrb., Bd. II, 1876.
A. Thomson, Entwicklung des Gefässsystems im Foetus der Wirbelthiere. Edinburgh, New. philos. jour. vol. IX. 1830.
A. Weismann, Ueber die Muskulatur des Herzens beim Menschen und in der Thierreihe. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1861.
R. Wiedersheim, Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.

Lymphgefäss-System.

H. Ayers, Beitr. z. Anat. u. Phys. der Dipnoër. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XVIII. N. F. XI. Bd. 1885.
Barkow, Der Winterschlaf. Berlin 1846. Bespricht die sogenannte Winterschlafdrüse verschiedener Thiere.
Bojanus, Anatome testudinis europaeae. Vilnae 1818—21.
A. Budge, Ueber Lymphherzen bei Hühnerembryonen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1882.
Th. Billroth, Beiträge zur vergl. Histologie der Milz. Virchow's Archiv. Bd. XX u. XXIII. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XI.

Fohmann, Das Saugadersystem der Wirbelthiere. I. Heft Heidelb. 1827.
— —, Ueber die Verbindung der Saugadern mit den Venen.
Frey, Ueber die Lymphdrüsen und Lymphgefässe des Menschen und der Säugethiere. Leipzig 1861.
Hyrtl, Ueber die Kopf- und Caudalsinus der Fische etc. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1843.
— —, Ueber die Lymphherzen des Scheltopusik (Pseudopus Pallasii), Denkschr. d. Wiener Acad. Bd. I.
J. Meyer, Systema amphib. lymphat. disquisitionibus novis examinatum. Berlin 1845.
Mascagni, Prodome d'un ouvrage sur le système des vaisseaux lymphatiques. Sienne 1784.
— —, Vasorum lymphaticorum corporis humani historia et iconographia. Senis 1787.
W. Müller, Ueber den feineren Bau der Milz. Leipzig 1865.
J. Müller, Ueber die Lymphherzen der Amphibien. Arch. für Anat. und Physiol. 1854.
— —, Ueber die Lymphherzen der Chelonier. Abhdl. der Berl. Acad. 1839.
— —, Ueber die Lymphgefässe der Myxinoiden. Ebendaselbst.
Panizza, Osservazioni anthropozootomice-fisiologiche. Pavia 1830.
— —, Sopra il systema linfatic. dei rettili. Ricerche zootomiche. Pavia 1833.
— —, Ueber die Lymphherzen bei den Amphibien. Arch. f. Anat. und Physiol. 1834.
Ranvier, Leçons d'anatomie générale. Paris 1880.
W. Rapp, Ueber die Tonsillen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1839.
v. Recklinghausen, Die Lymphgefässe und ihre Beziehungen zum Bindegewebe. Berlin 1862.
Rusconi, Riflessioni sopra il systema linfat. dei rettili. Pavia, 1845.
— —, Ueber die Lymphgefässe der Amphibien. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1843.
Ph. C. Sappey, Études sur l'appareille mucipare et sur le système lymphatique des poissons. Paris 1880.
M. Schiff, Remarques sur l'innervation des coeurs lymphatiques des Batraciens anoures. Tom. I 1884 u. II 1885.
H. Stannius, Ueber die Lymphherzen d. Vögel. Arch. f. Anat. u. Phys. 1843.
L. Stieda, Zur Histologie der Milz. Virchow's Arch., Bd. XXIV.
Ph. Stöhr, Zur Physiologie der Tonsillen.
— —, Ueber Mandeln und Balgdrüsen. Arch. f. pathol. Anat. Bd. XCVII. Heft 2.
— —, Ueber die peripheren Lymphdrüsen. Sitz.-Ber. der physic.-medic. Gesellsch. zu Würzburg. 1883.
— —, Ueber den Bau der Conjunctiva palpebrarum. Ebendaselbst 1885.
Teichmann, Das Saugadersystem vom anatom. Standpunkte aus betrachtet.
Valentin, Ueber die Structur der Lymphherzen u. Lymphgefässe. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1839.
E. Weber, Ueber das Lymphherz von Python tigris. Ebendaselbst 1835.
W. Weliky, Ueber vielzählige Lymphherzen bei Salamandra macul. und Siredon piscif. Zool. Anz. Nr. VII, Nr. 183, 1884.
R. Wiedersheim, Ueber die mechanische Aufnahme der Nahrungsmittel in der Darmschleimhaut. Freiburger Festschrift zur 56. Versammlung deutscher Naturforscher u. Aerzte. 1883.
Th. Zawarykin, Ueber die Fettresorption im Dünndarm. Pflüger's Arch. f. d. gesammte Physiologie. Bd. XXXI. 1883.

Vergl. auch noch die Lehrbücher der menschl. Anatom, die z. Th. (z. B. Quain-Hoffmann) reiche Litteraturangaben über das Blut- und Lymphgefässsystem enthalten. Ebenso A. Ecker und R. Wiedersheim, Die Anatomie des Frosches, Braunschweig 1864—1882.

K. Urogenitalsystem.

Allgemeines.

F. M. Balfour, On the origin and history of the urogenital organs of Vertebrates. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. X, 1876.

— —, On the structure and development of the Vertebrate ovary. Quart. Journ. of Micr. Science, Vol. XVIII, 1878.

G. Balbiani, Leçons sur la génération des Vertébrés. Paris 1879.

E. van Beneden, De la distinction originelle du testicule et de l'ovaire etc. Bull. Ac. roy. belgique, Vol. XXXVII, 1874.

D. Biondi, Die Entwicklung der Spermatozoiden. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXV. 1885. (Enthält die wichtigsten Litteraturangaben über die Spermatogenese).

A. v. Brunn, Beiträge zur Kenntniss der Samenkörper und ihrer Entwicklung bei Säugethieren und Vögeln. Arch. f. mikr. Anat., 1883.

W. J. Burnett, Researches on the Development and intimate Structure of the Renal Organs of the four Classes of the Vertebrates. American. Journ. of sciences and arts. II. Ser., Vol. XVII.

V. v. Ebner, Unters. über den Bau der Samencanälchen und die Entwicklung der Spermatozoiden bei den Säugethieren u. beim Menschen 1872.

Th. Eimer, Unters. über den Bau und die Bewegung der Samenfäden. Verhdl. d. phys.-medic. Gesellsch. in Würzburg. N. F. VI. Bd.

W. Flemming, Die ektoblastische Anlage des Urogenitalsystems beim Kaninchen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1886.

M. Fürbringer, Zur vergl. Anatomie und Entw.-Geschichte der Excretionsorgane der Vertebraten. Morph. Jahrb., Vol. IV, 1878. (Enthält überdies noch ein ausführliches Litteraturverzeichniss über die Excretionsorgane der Wirbelthiere.)

V. Hensen, Physiologie der Zeugung, Handb. d. Physiologie von L. Hermann. Bd. VI, 2. Th.

N. Kleinenberg, Ueber die Entstehung der Eier bei Eudendrium. Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. XXXV, 1881.

A. Kölliker, Zur Bedeutung der Zellenkerne für die Vorgänge der Vererbung. Zeitschr. f. wiss Zool., XLII. Bd. 1885.

J. Kollmann, Ueber Verbindungen zwischen Coelom und Nephridium. Festschr. zur Feier des 300jähr. Bestehens der Univers. Würzburg 1882.

La Valette St. George, Der Hoden. Abschnitt in dem Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Thiere. Herausgeg. von S. Stricker, Leipzig 1871. Vergl. auch zahlreiche übrige Abhandlung. dieses Autors über Spermatogenese im Archiv für mikroskop. Anat.

Lereboullet, Rech. sur l'anatomie des organes génitaux des animaux vertébrés. Nov. act. Acad. Leop.-Car. etc. 1851.

H. Ludwig, Ueber die Eibildung im Thierreiche. Arb. aus dem zool.-zootom. Institut zu Würzburg. Bd. I. 1874.

G. J. Martin-Saint-Ange, Étude de l'appareil réproducteur dans les cinq classes d'animaux vertébrés etc. Paris 1854.

H. Meckel, Zur Morphol. der Harn- und Geschlechtswerkzeuge der Wirbelthiere etc. Halle 1848.
V. v. Mihalcovics, Entw. des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten. I. Der Excretionsapparat. II. Die Geschlechtsgänge. III. Die Geschlechtsdrüsen. Internat. Monatsschrift für Anat. u. Hist. Bd. II. 1885.
Charles Sedgwick Minot, A sketch of comparative Embryology. The History of the Gonoblasts and the theory of sex. Americ. Naturalist February 1880. Einen Auszug davon enth. das Biolog. Centralblatt; No. 12, Bd. II.
Joh. Müller, Bildungsgeschichte der Genitalien etc. Düsseldorf 1830.
H. Rathke, Beobachtungen und Betrachtungen über die Entwicklung der Geschlechtswerkzeuge bei den Wirbelthieren. Neue Schriften d. naturforsch. Gesellsch. in Danzig. Bd. I, 1825.
C. Semper, Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für die übrigen Wirbelthiere. Arbeiten a. d. zool.-zootom. Institut zu Würzburg. Bd. II, 1875.
— —, Die Stammesverwandtschaft der Wirbelthiere und Wirbellosen. Ebendaselbst, Bd. II. (Enthält auch eine grosse Litteraturübersicht, und dies gilt auch für die gleich zu nennende Arbeit von W. Waldeyer.)
B. Solger, Beitr. z. Kenntniss der Niere und besonders der Nierenpigmente niederer Wirbelthiere. Abhdl. der naturforsch. Gesellsch. zu Halle. Bd. XV, 1882.
— —, Eierstock und Ei. Leipzig 1870.
Graf F. Spee, Ueber directe Betheiligung des Ektoderms an der Bildung der Urnierenanlage des Meerschweinchens. Arch. f. Anat. u. Phys. 1884.
— —, Ueber weitere Befunde zur Entwicklung der Urniere. Mittheil. des Vereins Schleswig-Holstein. Aerzte. Heft 11,2. 1886.
A. Weismann, Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Mit Atlas. Jena 1883.
— —, Ueber die Dauer des Lebens. Jena 1882.
— —, Ueber die Vererbung. Jena 1883.
— —, Ueber Leben und Tod. Jena 1884.
— —, Zur Frage nach der Unsterblichkeit der Einzelligen. Biolog. Centralbl. Bd. IV. 1885.
— —, Die Continuität des Keimplasmas. Jena 1885.
— —, Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung. Jena 1886.

FISCHE.

a) Cyclostomen.

E. Calberla, Der Befruchtungsvorgang beim Ei von Petromyzon Planeri. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXX, 1877.
J. C. Ewart, Note on the abdominal pores and urogenital sinus of the Lamprey. Journ. of anat. and physiol. Vol. X, 1876.
C. Kupffer & Benecke, Der Vorgang der Befruchtung am Eie der Neunaugen. Festschr. zur Feier von Th. Schwann. Königsberg 1878.
Fr. Meyer, Ueber die Nieren der Flussneunaugen (Petromyzon fluviatilis). Centralbl. f. d. medic. Wissensch. 1876, Nr. 2.
A. Müller, Ueber die Befruchtungserscheinungen im Ei der Neunaugen. Verhdl. d. Königsb. physic.-ökonom. Gesellsch. 1864.
J. Müller, Unters. über die Eingeweide der Fische. Abhdl. d. K. Acad. d. Wissensch. Berlin 1845.

W. Müller, Ueber das Urogenitalsystem des Amphioxus und der Cyclostomen. Jenaische Zeitschr., Bd. IX, 1875.

— —, Ueber die Persistenz der Urniere bei Myxine glutinosa. Ebendas. Bd. VII, 1873.

A. Schneider, Beiträge zur vergl. Anatomie und Entwicklung der Wirbelthiere. Berlin 1879.

W. B. Scott, Beiträge zur Entwicklung der Petromyzonten. Morph. Jahrbuch, Bd. VII, 1881.

b) Selachier.

F. M. Balfour, A Monograph on the Development of Elsamobranch Fishes. London 1878.

La Valette St. George, Diss. de spermatosomatum evolutione in Plagiostomis. Festschr., Bonn 1878.

H. Bolau, Ueber die Paarung und Fortpflanzung der Scylliumarten. Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. XXXV, 1882.

K. Petri, Die Copulationsorgane der Plagiostomen. Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. XXX.

A. Schulty, Zur Entwicklung des Selachiereies. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XI, 1875.

C. Semper, Das Urogenitalsystem der Plagiostomen etc. Arb. a. d. zool.-zoot. Institut der Univ. Würzburg, Bd. II, 1875.

Turner, Addit. Observ. on the Anatomy of the Grunland Shark (Laemargus borealis). Journ. of Anat. and Physiol. Vol. VIII.

c) GANOIDEN UND TELEOSTIER.

F. M. Balfour, On the nature of the organ in adult Teleosteans and Ganoids, which is usually regarded as the Head-Kidney or Pronephros. Quart. Journ. of Mic. Science July and Januar 1882.

F. M. Balfour & W. N. Parker, On the Structure and Development of Lepidosteus. Philos. Transact. of the Royal Society. — Part II, 1882. (Enthält auf pag. 411—424 eine ausgezeichnete Darstellung des Urogenital-Apparates.)

J. Brock, Beitr. zur Anat. und. Histol. der Geschlechtsorgane der Knochenfische. Morphol. Jahrb. Bd. IV. 1878.

Dufossé, De l'hermaphrodisme chez le Serran. Annal. de sc. nat. IV. Sér. tome V. Paris 1856.

C. Emery, Zur Morphologie der Kopfniere der Teleostier. Biol. Centralbl. Bd. I. 1881—82.

— —, Studi intorno allo sviluppo ed alla morphologia del rene dei Teleostei. Mem. Accad. Lincei, Anno 279. Mem. vol. 13.

S. Grosglik, Zur Morphologie der Kopfniere der Fische. Zool. Anz. Jahrg. VIII. No. 207. 1885.

— —, Zur Frage über die Persistenz der Kopfniere der Teleostier. Zool. Anz. Jahrg. IX. 1886.

J. Hyrtl, Beitr. zur Morphol. der Urogenitalorgane der Fische. Denkschr. d. Wien. Acad. d. Wiss. I. 1850.

— —, Ueber den Zusammenhang der Geschlechts- und Harnwerkzeuge bei den Ganoiden. Denkschr. d. Wien. Acad. d. Wiss. VIII. 1854.

O. Hermes, Ueber reife männl. Geschlechtstheile des Seeaals (Conger vulgaris) und einige Notizen über den männlichen Flussaal (Anguilla vulgaris). Zool. Anz.Jahrg. IV. 1881.

H. v. Jhering, Zur Kenntniss der Gattung Girardinus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVIII. 1883.
C. Kupffer, Beobachtung über die Entwicklung der Knochenfische. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IV. 1868.
J. Mac Leod, Rech. sur l'appareil reproducteur des poissons osseux. Bull. Acad. sc. Belgique. 50 Ann., 3. Sér., T. 1.
— —, Rech. sur la structure et le développement de l'appareil reproducteur femelle des Teléostiens. Arch. de Biolog. II.
K. Möbius, Ueber die Eigenschaften und den Ursprung der Schleimfäden des Seestichlingnestes. Arch. f. mikr. Anatomie Bd. XXV. 1885.
Oellacher, Beitr. zur Entw. der Knochenfische. Zeitschr. f. w. Zool., Bd. XXIII.
Ph. Owsiannikow, Studien über das Ei, hauptsächlich bei Knochenfischen. Mém. de l'Acad. imp. des sciences de St. Petersbourg. VII. Série. Tome XXXIII., No. 4. 1885.
H. Rathke, Ueber die Geschlechtstheile der Fische. Neueste Schrift. d. naturf. Gesellsch. z. Danzig, Bd. I. Heft 3. Halle 1824. (Auch separat in: Beiträge zur Geschichte der Thierwelt. II. Halle 1824. p. 117.)
— —, Zur Anatomie der Fische. Arch. f. Anat. und Physiol. 1836.
A. Rosenberg, Unters. über die Entwicklung der Teleostierniere. Dorpat 1867.
Syrski, Ueb. d. Reprod.-Organe des Aals. Sitz.-Ber. d. Wien. Acad. d. Wissensch., Bd. LXIX. Abthl. 1.
C. Vogt, Embryologie des Salmones. Neuchâtel 1842.
Vogt & Pappenheim, Rech. sur l'anatomie comparée des organes de la génération chez les animaux vertébrés. Première partie: Des organes de la génération des poissons. Ann. d. sc. nat. IV. Sér. tome 11. 1859.

d) DIPNOËR.

H. Ayers, Beitr. zur Anat. u. Physiol. der Dipnoër. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XVIII. N. F. XI. Bd. 1885.
E. Beddard, The ovarian ovum of Lepidosiren (Protopterus). Zool. Anz. Jahrg. IX. Nr. 225. 1886.
A. Günther, Descript. of Ceratodus. Philos. Transact. Vol. 161. London 1872.
J. Hyrtl, Lepidosiren paradoxa. Abhandl. der Königl. Böhm. Gesellsch. d. Wiss. V. Folge, 3. Bd., pag. 605 ff.

e) AMPHIBIEN.

F. G. Bidder, Vergl. anat. und histol. Unters. über die männl. Geschlechts- und Harnwerkzeuge der nackten Amphibien. Dorpat 1846.
R. Blanchard, Sur les glandes cloacales et pelviennes et sur la papille cloacale des Batraciens Urodèles. Zool. Anz. Jahrg. IV. 1883.
S. P. Clarke, The early development of the Wolffian Body in Amblystoma punctatum. Stud. Biol. Laborat. John's Hopk. Univ. vol. II. No. 1.
C. L. Duvernoy, Fragments s. les Organes génito-urinaires des Reptiles etc. Mém. Acad. Sciences. Paris. Vol. XI. 1851.
M. Fürbringer, Zur Entw. der Amphibienniere. Heidelberg 1877.
A. Götte, Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.
R. Heidenhain, Mikr. Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Nieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. X.

E. Knappe, Das Bidder'sche Organ, ein Beitrag zur Kenntniss der Anatomie, Histologie und Entw.-Gesch. der Geschlechtswerkzeuge einiger Amphibien, besonders der einheimischen Bufoniden. Morph. Jahrb. Bd. XI. 1886.
F. Leydig, Lehrbuch der Histologie etc. Frankfurt 1857.
— —, Anatom.-histol. Unters. über Fische und Reptilien. Berlin 1853.
F. Meyer, Anat. des Urogenitalsystems der Selachier und Amphibien. Sitzungsber. der naturf. Ges. zu Leipzig 1875.
Milnes Marshall, On certain abnormal conditions of the reproductive organs in the frog. Journal of Anatomy and Physiology. Bd. XVIII. 1884.
J. Müller, Ueber d. Wolff. Körper bei den Embryonen der Frösche und Kröten. Meckel's Arch. f. Anat. u. Phys. 1829.
M. Nussbaum, Ueber die Endigung der Wimpertrichter in der Niere der Anuren. Zool. Anz. Bd. III. 1880.
— — Ueber den Bau und die Thätigkeit der Drüsen. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. XXVII. 1886. (Enthält auch werthvolle Notizen über das Gefässsystem der Amphibienniere.)
H. Rathke, Bemerk. über mehrere Körpertheile der Coecilia annulata. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1853.
A. Schneider, Ueber die Müll. Gänge der Urodelen und Anuren. Centralbl. f. d. med. Wissensch. 1876.
E. Selenka, Der embryonale Excretionsapparat des kiemenlosen Hylodes Martinicensis. Sitzungsber. d. K. Acad. d. Wissensch. zu Berlin 1882.
J. W. Spengel, Das Urogenitalsystem der Amphibien. Arb. a. d. zool.-zoot. Institut der Univ. Würzburg. Bd. III. 1876.
v. La Valette St. George, Die Spermatogenese bei den Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. 1876.
von Wittich, Harn- und Geschlechtswerkzeuge der Amphibien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. IV. 1835.
R. Wiedersheim, Salamandrina persp. Genua 1875.
— —, Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.

f) Reptilien.

M. Braun, Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien. Arb. a. d. zool.-zoot. Institut. Bd. IV. Würzburg 1877.
— —, Entwicklung des Wellenpapageis. Ebendaselbst Bd. V.
J. Clark, Embryology of the Turtle. In: Agassiz' Contrib. to the Nat. Hist. of the United States of North-America. Vol. II. Boston 1857.
Th. Eimer, Unters. über die Eier der Reptilien. I. II. Arch. f. mikr. Anat. Bd. VIII. 1872.
Lereboullet, Rech. sur le développement du lézard. Annal. d. sc. nat. Zool. tome XVII.
F. Leydig, Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1883.
C. Kupffer & Benecke, Die ersten Entwicklungsvorgänge am Ei der Reptilien. Königsberg 1878.
— —, Die Entstehung der Allantois und die Gastrula der Wirbelthiere. Zool. Anz. Bd. II. 1879.
V. v. Mihalcovics, vergl. die allgem. Uebersicht über das Urogenitalsystem.
H. Rathke, Entw.-Gesch. der Natter. Königsberg 1839.

H. Rathke, Entw.-Gesch. der Schildkröten. Braunschweig 1848.
— —, Unters. über die Entwicklung und den Körperbau der Crocodile. Braunschweig 1866.
B. Solger, Zur Kenntniss der Crocodilierniere und der Nierenfarbstoffe niederer Wirbelthiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. XLI. 1885.
H. Strahl, Ueber die Entw. des Canalis myeloentericus und der Allantois der Eidechse. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1881.
— —, verg. dessen vorläufige Mittheilungen über dasselbe Thema in den Sitzungsber. d. Gesellsch. z. Beförderung d. gesammten Naturwissensch. Marburg, Nov. u. Dec. 1880.
— — Ueber Canalis neurentericus und Allantois. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1883.
R. Wiederheim, Zur Anat. und Physiol. des Phyllodactylus europaeus etc. Morphol. Jahrb. Bd. I. 1876.
J. W. van Wyhe, Bydrage to te Kennis van het Uro-genital-System by de Schildpadden. In: Nederl. tydschrift der Dierkundige Vereenigung. Bd. V. 1880.

g) VÖGEL.

F. M. Balfour and A. Sedgwick, On the existence of a head-kidney in the embryo Chick etc. Quart. Journ. of Micr. Science vol. XIX. 1879.
E. van Beneden, Contrib. à la connaissance de l'ovaire des Mammifères. Vol. I. 1880.
Th. Bornhaupt, Unters. üb. d. Entwicklung des Urogenitalsystems beim Hühnchen. Inaug.-Diss. Riga 1867.
A. v. Brunn, Die Rückbildung nicht ausgestossener Eierstockseier bei den Vögeln. In: Festschr. für J. Henle. 1882.
J. Dansky & J. Kostenitsch, Ueber die Entwicklung der Keimblätter und des Wolff'schen Ganges im Hühnerei. Mém. Acad. Imp. Pétersbourg, VII. Sér. vol. XXVII. 1880.
E. Gasser, Beitr. z. Entwicklungsgesch. der Allantois, der Müller'schen Gänge und des Afters. Frankfurt 1874.
— —, Beobacht. üb. d. Entstehung des Wolff'schen Ganges bei Embryonen von Hühnern und Gänsen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIV. 1877.
— —, Beitr. z. Entwicklung des Urogenitalsystems der Hühner-Embryonen. Sitzungsber. d. Gesellsch. z. Beförderung der gesammten Naturwissensch. Marburg 1879.
— —, Die Entstehung der Cloakenöffnung bei Hühnerembryonen. Arch. f. Anat. und Physiol. 1880.
— —, Das obere Ende des Wolff'schen Ganges. Sitzungsber. der Gesellschaft zur Beförderung der gesammten Naturwiss. zu Marburg 1878, S. 62. (Sept.-Abdr.)
R. Kowalevsky, Die Bildung der Urogenitalanlage bei Hühnerembryonen. Warschau 1875.
C. Kupffer, Unters. über die Entwicklung des Harn- und Geschlechtssystems. Arch. f. mikr. Anat. II. 1866.
V. v. Mihalcovics, Vergl. die allgemeine Uebersicht über das Urogenitalsystem.
W. Romiti, Die Bildung des Wolff'schen Ganges beim Hühnchen. Centralblatt f. d. medic. Wiss. 1873 Nr. 31.
— —, Bau und Entwicklung des Eierstockes und des Wolff'schen Ganges. Arch. f. mikr. Anat. Bd. X. 1873.

A. Sedgwick, Development of the Kidney in its relation to the Wolffian body in the Chick. Quart Journ. of micr. Science. Vol. XX, 1880.

A. Sedgwick, On the development of the structure known as the glomerules of the head-kidney in the Chick. Ebendaselbst. Vol. XX. 1880.

— —, Early development of the Wolffian duct and anterior Wolffian tubules in the Chik; with some remarks on the vertebrate excretory system. Ebendaselbst. Vol XXI. 1881.

E. Siemerling, Beitr. z. Embryol. d. Excretionsorgane des Vogels. Inaug.-Diss. Marburg 1882.

Vergl. auch die Lehrbücher von His, Foster & Balfour, Kölliker etc.

h) SÄUGER.

H. Beauregard et Boulart, Recherches sur les appareils génito-urinaires des Balaenides. Tome. XVIII.

F. E. Beddard, Remarks on the Ovary of Echidna. Proceed. Royal Physical Society, Edingburgh 1885.

E. van Beneden, Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. Gand, Leipzig und Paris 1883.

Th. Bischoff, Vergl. anat. Untersuchungen über d. äuss. weibl. Geschlechtsorgane des Menschen und der Affen. Abhdl. d. K. Baier. Acad. d. Wiss. XIII. 2. und 3.

R. Bonnet, Die Uterinmilch und ihre Bedeutung für die Frucht. Stuttgart 1882.

A. Brass, Beitr. zur Kenntniss des weibl. Urogenitalsystems der Marsupialier. Inaug.-Diss. Leipzig 1880.

G. Cattaneo, Sugli organi riproduttori femminili dell' Halmaturus. Benetti Gould. Milano 1882.

V. v. Ebner, Unters. über den Bau der Samenkanälchen und die Entwicklung der Spermatozoiden bei Säugethieren und beim Menschen. Unters aus d. Instit. f. Physiologie und Histologie in Graz v. A. Rollet. 2. Heft. 1871.

Th. Egli, Beitr. z. Anatomie und Entwicklung der Geschlechts-Organe. I. Zur Entw. des Urogenitalsystems beim Kaninchen. Inaug-.Diss. Zürich 1876.

J. J. Fletcher, On the existence after parturation of a direct Communication between the median vaginal cul-de-sac and the urogenital canal, in certain Species of Kangaroos. Proc. Linn. Soc. N. S. W. Vol. VI. 1881. p. 796.

— —, On somme points in the Anatomy of the Urogenital Organs in Females of certain species of Kangaroos Part. I., Proc. Linn. Soc. N. S. W. Vol. VII. 1882. p. 640. part. II. ibid. Vol. VIII. 1883. p. 6.

R. Godet, Rech. sur la structure intime du Placenta du Lapin. Inaug.-Diss. Bern 1877.

W. Haacke, „Meine Entdeckung des Eierlegens der Echidna hystrix.“ Zool. Anz. VII. Jahrg. Nr. 182. 1884.

V. Hensen, Beobacht. über die Befruchtung und Entwicklung des Meerschweinchens und Kaninchens. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1875.

H. Kapff, Unters. über das Ovarium und dessen Beziehungen zum Peritoneum. Arch. f. Anat. und Entwicklungsgeschichte. 1872.

Kocks (und Wasilieff), Ueber die Gartner'schen Canäle beim Weib. Arch. f. Gynäkol. 1883.

C. Kupffer, Unters. über die Entwicklung des Harn- und Geschlechtssystems. Arch f. mikr. Anat. Bd. I. 1865 u. Bd. II. 1866.

A. Kölliker, Ueber die Entwicklung d. Graaf'schen Follikel der Säugethiere. Verhdlg. der phys.-med. Gesellsch. in Würzburg. Bd. VIII. 1875.

P. Langhans, Ueber die accessorischen Drüsen der Geschlechtsorgane. Virch. Arch. Bd. LXI.

Th. Langerhans, Unters. über die menschliche Placenta. Arch f. Anat. und Phys. 1877.

J. J. Lister and J. J. Fletcher, On the Condition of the median portion of the Vaginal-Apparatus in the Makropodidae. P. Z. S. 1881. p. 976.

W. Messnig, Anat Unters. über den Testikel der Säugethiere. Inaug.-Diss. Dorpat 1877.

V. v. Mihalcovics, Vergl. die allgem. Uebersicht über das Urogenitalsystem.

P. Müller, Das Porenfeld (Area cribrosa) oder Cribrum benedictum aut. der Nieren des Menschen und einiger Haussäugethiere. Arch. f. Anat. u. Phys. 1883.

E. Pflüger, Die Eierstöcke der Säugethiere und des Menschen. Leipzig 1863.

O. Pinner, Ueber den Uebertritt des Eies aus dem Ovarium in die Tube beim Säugethiere. Arch. f. Anat. und Phys. 1880.

M. Roth, Ueber einige Urnierenreste beim Menschen. Festschrift zur Feier des 300jähr. Bestehens der Universität Würzburg. 1882.

H. Schulin, Zur Morphologie des Ovariums. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIX. 1881.

Vergl. auch die Lehrbücher über menschl. Anatomie von C. Gegenbaur, J. Henle, Quain-Hoffmann, W. Krause und Toldt (Gewebelehre), ebenso die verschiedenen Lehrbücher über Anatomie der Haussäugethiere.

Register.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 245.





